Pz 260 C3 (...)

ISBN 2-85653-025-7

# MÉMOIRES
## DU
# MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

*NOUVELLE SÉRIE*

Série C, Sciences de la terre

TOME XXXVIII

---

France de BROIN

---

## CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DES CHÉLONIENS

### CHÉLONIENS CONTINENTAUX DU CRÉTACÉ ET DU TERTIAIRE DE FRANCE

---

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Vᵉ)
—
1977

Source MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Pl 260

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série C, Sciences de la terre, Tome XXXVIII

# CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DES CHÉLONIENS.

## CHÉLONIENS CONTINENTAUX DU CRÉTACÉ SUPÉRIEUR ET DU TERTIAIRE DE FRANCE

par

France de BROIN *

## SOMMAIRE

AVANT-PROPOS . . . . . 1

GÉNÉRALITÉS

INTRODUCTION . . . . . 5

I — DÉLIMITATION DU SUJET : Cadre systématique . . . . . 5
1 — Groupes de Tortues fossiles de France étudiés . . . . . 5
2 — Groupes de Tortues fossiles de France exclus de l'étude . . . . . 5
a — *Baenoïdea* . . . . . 5
b — *Chelonioidea* . . . . . 5
c — *Cryptodires indéterminés* . . . . . 6
3 — Tortues continentales non représentées en France . . . . . 6
a — *Cryptodires* . . . . . 6
b — *Pleurodires* . . . . . 6

II — LE MATÉRIEL . . . . . 6
1 — Délimitation du matériel étudié . . . . . 6
2 — Limites des résultats . . . . . 6

III — CLASSIFICATION . . . . . 7
1 — Remarques sur la classification présentée . . . . . 7
2 — Classification . . . . . 7
3 — Remarques sur les groupes étudiés . . . . . 7
a — *Les Pleurodires* . . . . . 8
b — *Les Cryptodires* . . . . . 8

IV — DÉTERMINATION DU MATÉRIEL — TERMINOLOGIE UTILISÉE . . . . . 8
1 — La carapace . . . . . 9
2 — L'ornementation . . . . . 10
3 — Remarques à propos des membres et ceintures . . . . . 11

* Institut de Paléontologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 8, rue de Buffon, 75231 Paris Cedex 05.

Source : MNHN, Paris

V — Remarques sur la bibliographie . . . . . 11
VI — Abréviations des musées et universités . . . . . 12
Gisements et liste faunique . . . . . 12

## Étude systématique

Section I : sous-Ordre Pleurodira . . . . . 29
Introduction . . . . . 29
Famille Pelomedusidae . . . . . 30
I — Caractères . . . . . 30
II — Répartition et genres . . . . . 30
III — Divisions de la famille . . . . . 32
IV — Pélomédusidés de France . . . . . 33
Étude des Pélomédusidés de France . . . . . 34
Première partie : Pélomédusidés du Crétacé supérieur . . . . . 34
Introduction . . . . . 34
1 — Campanien supérieur . . . . . 34
2 — Maestrichtien supérieur . . . . . 34
Étude paléontologique . . . . . 35
1 — *Elochelys perfecta* . . . . . 35
2 — *Polysternon provinciale* . . . . . 37
3 — Formes indéterminées du Maestrichtien . . . . . 40
Deuxième partie : Pélomédusidés du Tertiaire . . . . . 42
Introduction . . . . . 42
Étude paléontologique . . . . . 43
Chapitre 1 : genre *TAPHROSPHYS* . . . . . 43
I — Redéfinition du genre . . . . . 43
II — Les espèces américaines . . . . . 44
1 — *T. sulcatus* . . . . . 44
2 — *T. olssoni* . . . . . 44
III — Les espèces africaines . . . . . 44
1 — La question des Eusarkiidae de Tunisie . . . . . 44
2 — La question de *Bantuchelys congolensis* . . . . . 47
IV — Les espèces européennes . . . . . 47
A — Présence possible de *Taphrosphys* dans le Lutétien d'Italie . . . . . 47
1 — Introduction . . . . . 47
2 — Examen des restes de Pélomédusidés d'Avesa . . . . . 47
3 — Possibilités de relations avec le genre *Palaeaspis* . . . . . 48

Source : MNHN, Paris

B — Présence de *Taphrosphys* au Montien du Bassin Parisien . . . . . 49

*TAPHROSPHYS AMBIGUUS* . . . . . 49

1 — Diagnose . . . . . 49
2 — Description . . . . . 50
3 — Comparaison . . . . . 51
a — *T. ambiguus* et les autres espèces du genre . . . . . 51
b — *Taphrosphys* et les genres du Crétacé supérieur . . . . . 52
4 — Origine de *T. ambiguus* . . . . . 53

Chapitre 2 : genre *NEOCHELYS* . . . . . 53

I — Redéfinition du genre . . . . . 53
II — Espèces italiennes de *Neochelys* . . . . . 54
1 — *N. capellinii* . . . . . 54
2 — *N. « nicolisii »* . . . . . 61
III — Le plus ancien représentant du genre : *Neochelys* sp. de Dormaal . . . . . 63
IV — Les espèces de France . . . . . 64

Première espèce de France : *NEOCHELYS ARENARUM* n. sp. . . . . 64

A — Diagnose . . . . . 64

B — Description . . . . . 64

1 — Carapace . . . . . 64
*a* — Carapace dorsale . . . . . 64
*b* — Plastron . . . . . 68
2 — Membres et ceintures . . . . . 70
3 — Crâne . . . . . 70
*a* — Aspect général . . . . . 70
*b* — Description des os du crâne . . . . . 76
*c* — Moulage endocrânien . . . . . 81
4 — Mandibule . . . . . 81

C — Comparaison de *N. arenarum* avec les autres Pélomédusidés. Considérations sur les diverses branches de Pélomédusidés . . . . . 83

1 — Regroupement des Pélomédusidés par le crâne . . . . . 83
2 — Comparaison des crânes de Podocnémidinés . . . . . 85
3 — Premiers représentants de la branche de *Podocnemis* s. s. . . . . 88
a — *? Roxochelys vilavilensis* . . . . . 88
b — *« Podocnemis » elegans* . . . . . 89
4 — Premier crâne d'*Erymnochelys* fossile (Saint-Germain-en-Laye) . . . . . 89
5 — Confrontation des caractères des crânes et des carapaces . . . . . 90
*a* — La carapace accompagnant le crâne de Saint-Germain . . . . . 90
*b* — La carapace de *Dacquemys palaeomorpha* . . . . . 90
*c* — La carapace de *Peltocephalus* . . . . . 90
6 — Première apparition de la branche d'*Erymnochelys* . . . . . 91
7 — Position de *Stereogenys* et de *Schwoeboenys* . . . . . 91

Source : MNHN, Paris

Deuxième espèce de France : le complexe *NEOCHELYS EOCAENICA* . . . . . 92
1 — *N. eocaenica* s. s. . . . . 93
2 — Autre matériel de France rapporté au complexe *N. eocaenica* . . . . . 96
*a* — Inventaire . . . . . 96
*b* — Description . . . . . 98

Troisième espèce de France : *? N. moutolivensis* . . . . . 105

V — Conclusion au genre *Neochelys* . . . . . 107

CONCLUSIONS SUR LA FAMILLE DES PELOMEDUSIDAE . . . . . 110
I — Répartition des Péloméduside's (tableau de répartition) . . . . . 110
II — Relations entre les genres . . . . . 110
1 — Les Pelomedusinae et *Platycheloides* . . . . . 110
2 — *Bothremys* et *Nigeremys* . . . . . 110
3 — Les Podocnemidinae . . . . . 111
4 — *Polysternon provinciale* . . . . . 112
5 — *Stereogeuys* et *Schwoeboemys* . . . . . 112
III — Origine paléogéographique des Péloméduside's . . . . . 112

SECTION II : sous-Ordre CRYPTODIRA . . . . . 114

Superfamille TRIONYCHOIDEA . . . . . 114

INTRODUCTION . . . . . 114
I — Apparition des Trionychoidea . . . . . 115
II — Formes ancestrales et primitives . . . . . 116

CHAPITRE 1 : FAMILLE TRIONYCHIDAE . . . . . 117

CARACTÈRES DE LA FAMILLE . . . . . 117

DIVISIONS DE LA FAMILLE . . . . . 118

DÉCORATION DE LA CARAPACE DES TRIONYCHIDAE . . . . . 120
1 — Carapace dorsale . . . . . 120
2 — Plastron . . . . . 121
3 — Conclusion . . . . . 122

SUBDIVISION DU GENRE *TRIONYX* s. l. . . . . 122
— Introduction sur l'emploi du terme « *Trionyx* » . . . . . 122
I — DONNÉES DE L'ANATOMIE COMPARÉE DES ESPÈCES ACTUELLES . . . . . 123
1 — La carapace . . . . . 123
*a* — Carapace dorsale . . . . . 123
Tableau des caractères déterminants principaux (crâne, carapace, plastron) des espèces actuelles de *Trionyx* s. l. . . . . 124-125
*b* — Plastron . . . . . 126
2 — L'appareil hyoïdien . . . . . 127
3 — Le squelette appendiculaire . . . . . 127
4 — Crâne et mandibule . . . . . 128
*a* — Proportions relatives du crâne . . . . . 128
*b* — Morphologie du crâne . . . . . 130

Source : MNHN, Paris

5 — Résultats et tableau récapitulatif . . . . . 136

II — Données de la paléontologie . . . . . 137
A — Rappel des subdivisions de *Trionyx* . . . . . 137
B — Examen des formes fossiles . . . . . 138
1 — Amérique du Nord . . . . . 138
*a* — Carapace . . . . . 138
*b* — Plastron . . . . . 139
*c* — Crâne . . . . . 139
*d* — Conclusion . . . . . 141
2 — Asie . . . . . 142
3 — Europe Occidentale . . . . . 144
4 — Conclusion . . . . . 145

TRIONYCHIDAE FOSSILES DE FRANCE . . . . . 146

Introduction . . . . . 146

I — *PALAEOTRIONYX VITTATUS* . . . . . 147
1 — Description du calcotype . . . . . 148
2 — Spécimens de Belgique rapportés à l'espèce *vittatus* ou proches d'elle . . . . . 149
3 — Spécimens de France . . . . . 152
4 — Conclusion et diagnose du genre . . . . . 153

II — *TRIONYX* s. s. . . . . 154
Introduction . . . . . 154
Diagnose . . . . . 155

Première partie de l'étude du genre *Trionyx* s. s. Paléocène et Éocène du Bassin Parisien. . . 155

A — Paléocène de Cernay : *Trionyx* sp. . . . . 155
1 — Localité et horizon stratigraphique . . . . . 155
2 — Caractères . . . . . 155
3 — Matériel . . . . . 156
4 — Description . . . . . 156
5 — Comparaison . . . . . 160
B — Éocène inférieur (Yprésien) du Bassin Parisien . . . . . 161
1 — Introduction . . . . . 161
2 — Catalogue . . . . . 161
3 — Description . . . . . 162
*Trionyx* sp. au Sparnacien et à sa limite avec le Cuisien . . . . . 162
Matériel cuisien comportant principalement *Trionyx michauxi* n. sp. . . . . 163
Diagnose . . . . . 164
Caractères généraux . . . . . 164
Description du crâne . . . . . 165
Éléments de carapaces cuisiens, dont *T. michauxi* . . . . . 168
Matériel de provenance imprécise . . . . . 170
4 — Comparaison générale et conclusion sur le matériel yprésien . . . . . 172
C — Conclusion de la première partie de l'étude de *Trionyx* s. s. . . . . 174

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE DE L'ÉTUDE DU GENRE *Trionyx* s. s. : MATÉRIEL D'ARTENAY (BURDIGALIEN) RAPPORTÉ À *Trionyx stiriacus*. LES CRÂNES DE *TRIONYX* EUROPÉENS . . . . . 175

A — Introduction . . . . . 175

B — *T. stiriacus* s. l. à Artenay . . . . . 176

Caractères . . . . . 176

Description . . . . . 176

1 — Le crâne . . . . . 176

2 — La mandibule . . . . . 183

3 — La carapace . . . . . 186

C — Comparaison de *T. stiriacus* et des crânes européens de *Trionyx* . . . . . 188

1 — Comparaison de l'espèce d'Artenay avec *T. michauxi* et *T. sylvestris* . . . . . 188

2 — Comparaison avec *T. messelianus* et *T. capellinii* . . . . . 189

3 — Autres espèces d'Europe connues par le crâne . . . . . 189

a — *T. henrici* . . . . . 189

b — *T. anthracotherium* . . . . . 189

c — *T. italicus* . . . . . 189

d — *T. bohemicus* . . . . . 189

e — Groupe *T. stiriacus* . . . . . 189

f — Espèces plus récentes que *T. stiriacus* . . . . . 190

4 — Conclusion . . . . . 191

Tableaux comparatifs de mesures des crânes et mandibules du Thanétien, Yprésien et Burdigalien de France . . . . . 191-194

TROISIÈME PARTIE DE L'ÉTUDE DU GENRE *Trionyx* s. s. : CATALOGUE DES SPÉCIMENS FRANÇAIS PROVENANT DE L'ÉOCÈNE MOYEN AU PLIOCÈNE COMPRIS . . . . . 195

A — Éocène moyen et supérieur . . . . . 195

B — Oligocène et Miocène inférieur (Stampien-Aquitanien) . . . . . 197

C — Miocène moyen (Burdigalien-Helvétien inférieur) . . . . . 199

D — Pliocène . . . . . 201

III — CONCLUSION À L'ÉTUDE DES TRIONYCHIDAE DE FRANCE . . . . . 203

CHAPITRE 2 : FAMILLE CARETTOCHELYIDAE . . . . . 205

I — CARETTOCHELYIDAE FOSSILES DE FRANCE : genre *ALLAEOCHELYS* . . . . . 205

A — Étude de l'espèce type *ALLAEOCHELYS PARAYREI* . . . . . 206

Diagnose provisoire . . . . . 206

Description . . . . . 207

B — Matériel yprésien du Bassin Parisien : *Allaeochelys* sp. . . . . 211

Description . . . . . 212

1 — Éléments de carapace dorsale . . . . . 212

2 — Plastron . . . . . 213

3 — Humérus . . . . . 222

4 — Mandibule . . . . . 222

C — Comparaison des *Allaeochelys* de France . . . . . 225

1 — « *Apholidemys sublaevis* » et « *A. granosa* » . . . . . 225

2 — Spécimens yprésiens comparés à *A. parayrei* . . . . . 225

Source : MNHN, Paris

II — Les genres de Carettochelyidae . . . 226
A — Comparaison des espèces fossiles . . . 226
Tableau de répartition des espèces fossiles de Carettochelyidae . . . 227
B — Relations entre *Allaeochelys*, *Anosteira* et *Carettochelys* . . . 230
C — Genres exclus de la famille, *sensu* Romer . . . 231
III — La famille des Carettochelyidae . . . 232
A — Diagnose . . . 232
B — Subdivisions de la famille . . . 232
IV — Conclusion . . . 233

Superfamille TESTUDINOIDEA . . . 234

INTRODUCTION . . . 234

Chapitre 1 : FAMILLE EMYDIDAE . . . 235
Introduction . . . 235
Genre *PALAEOCHELYS* . . . 235
Genre *MAUREMYS* . . . 237
Genre *PTYCHOGASTER* . . . 238
Genre *CLEMMYDOPSIS* . . . 239

Chapitre 2 : FAMILLE TESTUDINIDAE . . . 240
Introduction . . . 240
Genre *HADRIANUS* . . . 240
Genre *CHEIROGASTER* . . . 242
Genre *ERGILEMYS* . . . 243
*Ergilemys bruneti* n. sp. . . . 243
Genre *TESTUDO* . . . 245
Généralités . . . 245
1 — Lignée conduisant à *T. antiqua* . . . 246
a — Groupe *promarginata* . . . 246
b — *Testudo ginsburgi* n. sp. . . . 246
c — *Testudo mellingi* . . . 247
d — *Testudo canetotiana* . . . 247
2 — Groupe *pyrenaïca* . . . 248
FAMILLE TESTUDINIDAE ? . . . 248
Genre *DITHYROSTERNON* . . . 248

Chapitre 3 : FAMILLE CHELYDRIDAE . . . 248

Genre *CHELYDROPSIS* . . . 249
Diagnose . . . 249
Rappels sur l'historique du genre . . . 250
Définition des deux groupes d'espèces . . . 251
I — Groupe *decheni-sanctihenrici* . . . 251
II — Groupe *murchisoni* . . . 252

Source : MNHN, Paris

DESCRIPTION DES DEUX GROUPES D'ESPÈCES . . . . . 253
I — Groupe *decheni-sanctihenrici* . . . . . 253
A — Spécimens dépourvus de costulations radiaires . . . . . 253
1 — *Chelydropsis decheni* . . . . . 253
2 — Spécimens de France . . . . . 254
a — *Chelydropsis* sp. = *meilheuratiae ?*, = *decheni ?* . . . . . 254
b — *Chelydropsis* sp. des Phosphorites du Quercy . . . . . 255
B — Spécimens décorés de costulations radiaires ; sous-groupe *sanctihenrici* . . . . . 257
1 — *Ch. sanctihenrici* n. sp. . . . . 257
Diagnose . . . . . 258
Description . . . . . 258
Comparaison de *Ch. sanctihenrici* et des autres espèces fossiles . . . . . 266
2 — *Chelydropsis* sp. : spécimens indéterminés en relation avec l'un ou l'autre groupe . . . . . 267
a — Région du Sud-Ouest de la France : Bassin d'Aquitaine-Languedoc . . . . 267
b — Région Centre-Auvergne . . . . . 268
c — Région Ouest : Faluns d'Anjou et Sables de l'Orléanais . . . . . 269
II — Groupe *murchisoni* . . . . . 279
A — Introduction. Les espèces de Suisse et d'Autriche . . . . . 279
1 — *Chelydropsis murchisoni* . . . . . 279
2 — *Ch. « allingensis »* . . . . . 280
3 — *Ch. carinata*, espèce-type du genre . . . . . 280
B — *Chelydropsis sansaniensis* . . . . . 281
Diagnose . . . . . 281
Description . . . . . 282
1 — Carapace . . . . . 282
2 — Restes de crânes . . . . . 286
3 — La mandibule . . . . . 289
4 — Squelette post-crânien . . . . . 291
Comparaison . . . . . 292
1 — Évolution par rapport aux formes antérieures . . . . . 292
2 — Comparaison avec les autres espèces du groupe *murchisoni* . . . . . 292
CONCLUSION . . . . . 293
I — Tableau de répartition du genre *Chelydropsis* . . . . . 293
II — Origine des espèces d'Europe . . . . . 293
III — Origine de *Chelydropsis* . . . . . 294
ADDENDUM À LA FAMILLE DES CHELYDRIDAE . . . . . 295

## CONCLUSIONS GÉNÉRALES

CONCLUSIONS GÉNÉRALES — PALÉOBIOGÉOGRAPHIE . . . . . 299
I — RÉSUMÉ DE L'ÉTUDE ANATOMIQUE . . . . . 299
1 — Pleurodires : Pelomedusidae . . . . . 299
2 — Cryptodires . . . . . 299
a — La superfamille des Trionychoidea . . . . . 299
b — La superfamille des Testudinoidea . . . . . 300

Source : MNHN, Paris

II — RÉPARTITION CÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE DES FAMILLES ÉTUDIÉES . . . . . 301
Tableau 20 : Répartition stratigraphique des localités françaises . . . . . 301
Tableau 21 : Répartition des genres étudiés . . . . . 301
Tableau 22 : Répartition mondiale des familles étudiées . . . . . 301
1 — Examen de la répartition des Tortues continentales en France . . . . . 301
a — Examen de la richesse de la faune par régions . . . . . 301
b — Examen de la répartition suivant la systématique. . . . . 302
2 — Relations biogéographiques de la France. . . . . 304
a — Relations avec les blocs continentaux. . . . . 304
b — Relations de la France avec les autres régions d'Europe. . . . . 305
c — Formes endémiques ou originaires d'Europe . . . . . 306
d — Genres particulièrement épanouis en Europe . . . . . 306
3 — Répartition géographique des groupes familiaux ou subfamiliaux à l'échelle mondiale . . . . . 306
a — Groupes typiquement épanouis dans les pays de l'ancienne Laurasie. . . . . 307
b — Groupe Occidental : Amérique — Europe — Afrique . . . . . 307
c — Groupes indo-africains . . . . . 307
d — Groupe proprement africain . . . . . 307
e — Groupe Amérique du Sud — Australie — Nouvelle-Guinée. . . . . 308
4 — Conclusion sur les répartitions . . . . . 308
a — Remarques sur les répartitions de quatre familles . . . . . 308
b — Remarques sur les relations entre blocs continentaux hors d'Europe. . . . . 308
III — REMARQUES FINALES . . . . . 309
BIBLIOGRAPHIE. . . . . 311
TABLEAUX HORS-TEXTE : 20 : Répartition stratigraphique des localités françaises . . . . . 325-329
21 : Répartition des genres étudiés . . . . . 330-332
22 : Répartition mondiale des familles étudiées . . . . . 333-335
FIGURES HORS-TEXTE 47 à 115. . . . . 337-366
PLANCHES I À XXXVIII.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

## AVANT-PROPOS

C'est à Monsieur le Professeur Hoffstetter que je dois de m'être orientée vers le présent sujet : je lui exprime ma profonde reconnaissance pour m'avoir dirigée dans mes recherches et fait profiter de sa très grande expérience.

Monsieur le Professeur Lehman m'a accueillie à l'Institut de Paléontologie du Muséum et m'a parrainée dans mes recherches : qu'il reçoive ici mes remerciements sincères.

J'exprime ma gratitude à Monsieur le Professeur Pomerol qui a accepté de faire partie de mon jury de thèse.

Je remercie vivement Messieurs Ginsburg et Russell qui ont bien voulu faire partie du jury. Je leur suis très reconnaissante pour le matériel de Tortues provenant de leurs fouilles et pour les précieux conseils qu'ils m'ont donnés. Grâce à eux, j'ai pu participer aux fouilles qu'ils ont dirigées et visiter des localités fossilifères.

Je tiens à évoquer le souvenir de mon oncle, l'Abbé A. F. de Lappatent, qui m'a dirigée vers la Paléontologie et qui a suivi avec un intérêt affectueux l'élaboration de ce travail.

J'associe dans une même reconnaissance tous ceux qui, en France comme à l'étranger, m'ont aidée, reçue dans leur Laboratoire ou dans leur Musée, m'ont donné accès aux collections ou accordé le prêt des spécimens étudiés : le Prof. Anthony et M. Casc, au Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum ; le R. P. Bergounioux, M. l'Abbé Crouzel, le Prof. Casteras et M^lle Sudre, à Toulouse ; le Prof. Casier à Bruxelles ; le Dr. Charig et Miss Grandison, à Londres ; le Prof. David, M^me Hugueney, MM. Guérin et Mein à Lyon ; le Prof. Eiselt à Vienne (Autriche) ; le Dr. Foley, le Prof. Schaeffer et le Dr. Gaffney à New York ; le Prof. Guibé, du Laboratoire d'Herpétologie du Muséum ; le Prof. Guth et M. Brunet à Poitiers ; M^me Fabre-Taxy et M. Jullien à Marseille ; MM. Magne et Ringeade à Bordeaux ; M. Mittermeier à Harvard ; le Prof. Pavia à Turin ; le Prof. Piccoli à Padoue ; le Prof. Ruffo et le Dr. Sorbini à Vérone ; le Prof. Thaler et toute son équipe à Montpellier ; le Prof. Piveteau, son équipe et celle du Prof. Hoffstetter à l'Université Paris VI ; le Prof. Tintant à Dijon ; MM. Courtot, Louis, Quétin, Poirier et tous ceux qui, comme eux, m'ont donné accès à leurs collections personnelles.

J'adresse mes vifs remerciements à tous mes collègues, chercheurs et techniciens, à ceux qui m'ont aidée au cours des fouilles de Rians et à ceux qui ont participé à l'élaboration de ce mémoire : en particulier M^mes Guignès, Molin et Poncy.

L'illustration a été réalisée grâce au concours de MM. Gordon, Kandaroun, Potiquet, Serrette et Simon pour les photographies, M^me Pilard, M. Salgueiro et M^lle Vrain pour les dessins.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

# GÉNÉRALITÉS

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

# INTRODUCTION

## I – DÉLIMITATION DU SUJET : CADRE SYSTÉMATIQUE

### 1. – GROUPES DE TORTUES FOSSILES DE FRANCE ÉTUDIÉS

Ayant en vue l'étude des Tortues (Chéloniens) fossiles de France, j'ai restreint le sujet du présent mémoire aux faunes continentales du Tertiaire : il s'agit des familles de Tortues non marines, celles qui sont de mœurs terrestres ou dulçaquicoles ; en fait, parmi les secondes, quelques formes fréquentent éventuellement la mer en bordure des côtes ou vivent en milieu saumâtre.

La faune de Tortues continentales de France se répartit dans deux sous-Ordres : les Pleurodires d'une part, avec la famille des Pelomedusidae, les Cryptodires d'autre part, avec deux super-Familles : les Trionychoidea, qui comportent pour moi les Carettochelyidae et les Trionychidae, les Testudinoidea, qui comportent (en France) les Testudinidae, Emydidae et Chelydridae. Seuls les Testudinidae sont terrestres.

La plupart de ces familles apparaissent en France seulement au Tertiaire, alors qu'un certain nombre d'entre elles sont connues avant le Paléocène dans d'autres parties du Monde (voir tabl. 22 p. 333).

Seuls, les Pelomedusidae, dont l'histoire mondiale débute (dans l'état actuel de nos connaissances) en Afrique au Crétacé inférieur, font leur apparition en France au Crétacé supérieur : c'est dès cette époque que la famille est étudiée ici.

Dans ce mémoire, j'ai choisi de développer, dans un premier temps, l'étude des Pelomedusidae, Trionychidae, Carettochelyidae et Chelydridae. Les deux autres familles, Testudinidae et Emydidae, constituent un groupe très important : leur étude sera détaillée par la suite, d'autant plus qu'elle nécessite une sérieuse révision à l'échelle mondiale. Ici, deux courts chapitres sont consacrés à ces familles, afin de donner dès maintenant une idée complète du matériel de Tortues continentales de France (c'est-à-dire, en fait, d'Europe Occidentale), afin de comparer les répartitions géographiques et stratigraphiques des groupes à l'échelle mondiale et afin de montrer les étapes du peuplement de la France par les Tortues non marines au cours du Tertiaire.

### 2. – GROUPES DE TORTUES FOSSILES DE FRANCE EXCLUS DE CETTE ÉTUDE :

a) **Les Baenoidea :** ce groupe de Tortues continentales s'est épanoui au Secondaire, principalement en Amérique du Nord. Quelques représentants en ont été trouvés dans le Paléocène français de Cernay et de Menat. Il s'agit du genre nordaméricain *Compsemys* Leidy, 1856 (Cernay, Menat) et d'un autre genre, encore indéterminé (Cernay), proche de *Kallokibotium* Nopcsa, 1923, du Crétacé supérieur ou Paléocène de Hongrie. Il me semble que ces genres ont pu avoir des relations phylogénétiques particulières avec les Pleurosternidae du Crétacé anglais.

b) **Les Chelonioidea :** ce sont les Tortues franchement marines, dont des représentants ont été trouvés en France dans le Jurassique supérieur (Cerin, Canjuers, Cap de la Hève), le Crétacé moyen (Touraine) et le Tertiaire (Thanétien de Bracheux, Tertiaire du Bassin d'Aquitaine et Pliocène de Montpellier et Vendargues).

Source : MNHN, Paris

c) **Cryptodires indéterminés.** Il s'agit de spécimens dont la position systématique est soit totalement énigmatique, tels certains restes provenant du Maestrichtien de Languedoc-Provence, soit douteuse, tels certains fragments, peut-être apparentés aux Chelydridae, trouvés dans le Paléocène de Cernay.

### 3. – TORTUES CONTINENTALES NON REPRÉSENTÉES EN FRANCE

Certaines familles de Tortues continentales se sont développées au Tertiaire dans le Monde, où elles persistent éventuellement à l'heure actuelle, mais n'ont jamais été trouvées en Europe :

a) **Cryptodires :** ce sont les Dermatemydidae et les Kinosternidae d'Amérique, les Platysternidae d'Asie. Toutefois le représentant actuel de cette dernière, *Platysternon*, vient d'être assimilé par Gaffney (voir Addendum p. 295) aux Chelydridae, bien représentés en Europe occidentale au Tertiaire.

Citons aussi les Meiolaniidae, fossiles d'Amérique du Sud, Australie et Nouvelle-Guinée.

b) **Pleurodires :** ce sont les Chelidae, restreints à l'Amérique du Sud, l'Australie et la Nouvelle-Guinée.

## II – LE MATÉRIEL

### 1. – DÉLIMITATION DU MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Dans ce mémoire, la plupart des restes de Tortues fossiles tertiaires trouvées en France sont étudiés. Une grande partie des spécimens avaient déjà fait l'objet de publications antérieures de la part d'auteurs tels que Cuvier, Pomel, Cervais, Caudry, Depéret, De Stefano et surtout Bergounioux. Ce dernier est célèbre pour ses publications dans le domaine des Chéloniens et son exploration quasi systématique des collections de France a été pour moi un guide inappréciable. Le matériel des collections de Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle et École des Mines principalement, a été inventorié et rassemblé, ainsi que celui des principaux Musées et Universités de France (voir p. 12). À côté du matériel ancien révisé ici, on trouvera la description de spécimens inédits provenant de l'exploitation de gisements tertiaires en vue de la découverte de Mammifères ; c'est ainsi que les plus belles pièces étudiées proviennent des campagnes de fouilles menées par MM. Crouzel (à Sansan), Ginsburg (Orléanais-Anjou), Russell (Bassin Parisien), par ces deux derniers et moi-même (Rians) et par bien d'autres encore, tels mes collègues de Poitiers, de Montpellier et de Paris.

L'étude des Chéloniens de France a été pour moi l'occasion d'effectuer la révision d'un certain nombre de spécimens provenant d'autres pays (Italie, Belgique) ; tout ce matériel a été comparé, dans la mesure du possible et d'après la littérature, avec le matériel non examiné d'Europe et des autres continents.

### 2. – LIMITES DES RÉSULTATS

Il n'est pas possible, dans l'état actuel de nos connaissances sur les Tortues, tant vivantes que fossiles, de donner des résultats satisfaisants quant à la position systématique de tous les spécimens et quant aux relations phylogénétiques des taxons. Des révisions partielles sont en cours, telles celles de Gaffney, Moody ou Ckhikvadze. En attendant les compléments à ces études et les synthèses qui s'imposent, bien des points restent obscurs en systématique.

D'une manière générale, il convient de réduire le nombre excessif d'espèces (bien souvent une pour chaque spécimen ou pour chaque groupe de spécimens d'un gisement), ce qui est souvent impossible faute de matériel de valeur. En attendant d'avoir des bases anatomiques solides, j'ai gardé certains noms préexistants, en donnant mon opinion sur leur valeur, parlant éventuellement de groupes d'espèces ou de complexes. J'ai même été amenée à créer quelques nouvelles espèces quand le matériel était beau et qu'aucune espèce antérieure n'était suffisamment bien définie pour qu'il soit possible d'établir des comparaisons.

Source : MNHN, Paris

## III – CLASSIFICATION

### 1. – REMARQUES SUR LA CLASSIFICATION PRÉSENTÉE

Je ne donne ici qu'une classification abrégée, comportant les Superfamilles et Familles citées ou étudiées dans ce mémoire. Les groupes non représentés en France sont mis entre parenthèses. À côté des familles sont indiquées leur répartition stratigraphique en France, ainsi que leur répartition mondiale, également entre parenthèses.

Cette classification est tirée de celle de Romer (1956, d'après Williams 1950 a) revue par Romer (1966). Elle a été modifiée récemment par Caffney (1957 a), postérieurement à la rédaction de ce mémoire.

Notons que la place de certaines « familles », telles les Pleurosternidae d'Angleterre, les Synemididae d'Asie et les Meiolaniidae (voir Romer 1956-1966) n'est pas précisée par Caffney, mais ces familles ne nous concernent pas ici. D'autres systèmes de classification existent. Citons celle de Zangerl (1969), laquelle s'appuie sur le stade d'évolution de la carapace, et celle de Čkhikvadze (1973), laquelle rassemble les familles d'après le type morphologique du plastron.

### 2. – CLASSIFICATION

Ordre TESTUDINES Linné, 1758

(s. O. PROCANOCHELYDIA Romer, 1966

+ F. Proganochelyidae : Trias supérieur)

s. O. PLEURODIRA Cope, 1868

(+ F. Proterochersidae : Trias supérieur)
(+ F. Platychelyidae : Jurassique supérieur)
F. Pelomedusidae : Crétacé supérieur – Oligocène (Crétacé inférieur – Actuel)
(F. Chelidae : Crétacé supérieur ? Eocène – Actuel)

s. O. CRYPTODIRA Cope, 1868

+ S. F. Baenoidea : Paléocène (Jurassique – Eocène)
S. F. Chelonioidea : Jurassique supérieur – Actuel (*idem*)
S. F. Trionychoidea
F. Trionychidae : Thanétien – Pliocène (Jurassique supérieur ?, Crétacé inférieur – Actuel)
F. Carettochelyidae : Sparnacien – Bartonien s. s. (Eocène et Miocène supérieur – Actuel)
S. F. Testudinoidea
(F. Dermatemydidae : Crétacé supérieur – Actuel)
(F. Kinosternidae : Paléocène ?, Oligocène – Actuel)
F. Chelydridae : Stampien – Vindobonien inférieur (Paléocène – Actuel)
(F. Platysternidae : Oligocène et Actuel)
F. Emydidae : Sparnacien – Actuel (Eocène – Actuel)
F. Testudinidae : Cuisien – Actuel (Eocène – Actuel)

### 3. – REMARQUES SUR LES GROUPES ÉTUDIÉS

Les deux sous-Ordres encore représentés actuellement, Pleurodira et Cryptodira, semblent séparés depuis le Trias supérieur d'Allemagne, lequel a livré les plus anciens Chéloniens connus : les Proganochelyidae (au sens de Romer 1956). Parmi ceux-ci, *Proterochersis* Fraas, 1913 a déjà été et

Source : MNHN, Paris

doit probablement toujours être considéré comme un Pleurodire : son bassin est fixé par suture à la carapace, ce qui est un caractère propre aux Pleurodires, constant chez eux.

Les Pleurodires, même si leur souche peut être (et est probablement) laurasiatique, sont essentiellement concentrés dans les continents gondwaniens ; les Cryptodires sont à l'origine, et ensuite essentiellement, répartis dans les régions de l'ancienne Laurasie : progressivement ils ont gagné la quasi-totalité du Monde.

a) **Les Pleurodires** : après *Proterochersis*, vient *Platychelys orbendorferi* A. Wagner, 1853, du Jurassique supérieur de Bavière. Le travail de Bräm (1965) a montré que son bassin est fixé par suture à la carapace. Son crâne faisant défaut, de même que celui de *Proterochersis*, il est difficile de préciser les relations de ces premiers Pleurodires avec ceux qui leur succèderont. Notons avec Bräm que *Platychelys* a beaucoup de caractères communs avec le Pleurodire chélidé *Chelus* : structure et morphologie du plastron ou carènes de la carapace dorsale par exemple ; les Chelidae ont gardé des caractères primitifs présents chez *Platychelys*, que les Pelomedusidae ont perdus soit dès leur apparition (écaille Cervicale), soit progressivement ou seulement chez certaines lignées (position du sillon huméro-pectoral reculée à l'origine, s'avançant sur l'entoplastron par la suite, par exemple). En revanche, les Chelidae ont perdu des caractères primitifs présents chez *Platychelys* et toujours présents chez les Pelomedusidae (mésoplastrons) et ils ont acquis des caractères nouveaux (liaison des Gulaires devant l'Intergulaire, par exemple, éventuellement). En définitive, *Platychelys* est bien pour moi un vrai Pleurodire, et plus proche des Chelidae que des Pelomedusidae.

C'est au Crétacé inférieur d'Afrique qu'est connu le premier Péloméduside, avec une petite forme provenant de l'Aptien du Niger, gisement de Gadoufaoua (expéditions Taquet), que j'attribue à *Platycheloides* cf. *nyasae*, laquelle espèce provient du Crétacé (imprécis) du Malawi (ex. Nyassaland). Le premier Chélidé certain provient de l'Éocène d'Argentine, mais il est possible que la famille soit déjà représentée par certaines espèces douteuses provenant du Crétacé supérieur de Patagonie et attribuées au genre *Naiadochelys* par Staesche (1929) : pour moi, cette famille ne peut dériver de la précédente et doit donc exister dès le Crétacé inférieur. Les seuls Pleurodires représentés en Europe au Crétacé supérieur et au Tertiaire sont donc les Pelomedusidae. Cette famille comporte des formes côtières et des formes dulçaquicoles, plus continentales. Certaines des premières forment très probablement une famille distincte de celle des secondes.

b) **Les Cryptodires** : si l'on peut admettre *Proterochersis* dans les Pleurodires, on ne peut en revanche considérer la ou les autres formes du Trias (*Proganochelys*) comme Cryptodires (voir Gaffney 1975 a). Les premiers représentants connus de ce sous-ordre datent du Jurassique supérieur. Ils sont déjà ramifiés à cette époque, avec d'une part les Baenoidea, groupe qui s'est éteint à l'Éocène, et d'autre part trois Superfamilles : les Chelonioidea (marins), les Trionychoidea et les Testudinoidea. Les souches respectives et les relations phylogénétiques de ces trois derniers groupes sont encore l'objet de recherches et leur contenu respectif varie d'un auteur à l'autre : ainsi, certaines familles sont considérées soit comme Trionychoidées, soit comme Testudinoidées (voir Gaffney 1975 a).

## IV – DÉTERMINATION DU MATÉRIEL – TERMINOLOGIE UTILISÉE

Lorsque le matériel fossile est bien conservé, il est possible de déterminer l'espèce : si plusieurs gisements étalés dans le temps et comportant le genre considéré sont aussi fructueux, on peut même suivre l'évolution des lignées et proposer une phylogénie. Mais les conditions idéales sont rarement réunies.

Le matériel fossile de France examiné comporte, dans l'ensemble, une faible partie du squelette de chaque individu : crâne très rarement, mandibule rarement, parfois quelques vertèbres et os des membres et ceintures (fréquemment la scapula avec son « procoracoïde », l'humérus et le fémur) ; le

Source : MNHN, Paris

plus souvent il n'y a que des restes de carapaces. Or le meilleur élément en systématique est le crâne, et particulièrement sa face palatine ; faute de mieux, on doit se contenter de la carapace. Si l'on établit les diagnoses sur l'ensemble du squelette et principalement sur le crâne (voir Gaffney) on a de bonnes bases pour retracer la phylogénie, mais il n'est pas possible de déterminer par la suite les quelques fragments de carapaces habituellement récoltés dans les gisements. Les carapaces, dont j'ai dû m'accommoder ici, sont utiles pour déterminer la famille et le genre ; c'est particulièrement leur partie ventrale, le plastron, qui donne les critères spécifiques.

1. — LA CARAPACE (Fig. 47 et 48).

Elle est composée (voir notamment Romer 1956) de plaques d'os dermiques associées par sutures : 30 à 60 par individu, suivant les familles ; elle est recouverte généralement d'écailles épidermiques cornées (écussons) plus ou moins épaisses : les traces de leurs limites constituent des sillons, lesquels sont plus ou moins enfoncés dans la surface des plaques osseuses ; les écailles chevauchent les plaques sans que leurs limites respectives coïncident généralement, et les premières sont en nombre inférieur aux éléments osseux. Parfois (Trionychidae, Carettochelyidae) il n'y a pas d'écailles mais seulement une peau plus ou moins fine. Or c'est grâce au jeu des limites des plaques et des écailles, à la forme de leurs contours, à leur nombre et à leurs dimensions que l'on parvient à déterminer les espèces : en cas d'absence d'écailles, c'est beaucoup plus difficile. D'autres obstacles sont : l'oblitération des sutures avec l'âge ou dans le cas de spécimens particulièrement épaissis (*Ptychogaster* p. ex.), l'érosion des surfaces, l'état incomplet des spécimens et leur dislocation : lorsque plusieurs espèces sont présentes dans un gisement, il est très difficile de reconstituer un individu.

Les éléments de la carapace ont reçu des noms différents suivant les auteurs. J'adopte ici une terminologie proche de celles qu'ont utilisées Zangerl et Williams (voir schémas des Fig. 47 et 48). *Par convention personnelle, la première lettre des plaques osseuses est ici une minuscule, celle des écailles une Majuscule ;* le trait des sutures est simple, celui des sillons d'écailles est double (sauf Fig. 12 et 89).

| Terminologie | Plaques (os dermiques) | Écailles (épidermiques cornées) |
|---|---|---|
| Carapace dorsale | nuchale | Cervicale |
| | neurales | Vertébrales |
| | suprapygales | Costales |
| | pygale | Supramarginales |
| | pleurales | Marginales |
| | périphériques | Supracaudale (= Marginales 12 fusionnés) |
| Plastron | épiplastrons | Intergulaire |
| | entoplastron | Culaires |
| | hyoplastrons | Humérales |
| | hypoplastrons | Pectorales |
| | xiphiplastrons | Abdominales |
| | mésoplastrons | Fémorales |
| | | Anales |
| | | Caudales |
| | | Axillaires |
| | | Inguinales |
| | | Inframarginales |

**La carapace dorsale** (bouclier, dossière) est assemblée au plastron (partie ventrale de la carapace) par les processus ou contreforts axillaires des hyoplastrons et inguinaux des hypoplastrons : ces processus s'unissent par suture ou contact ligamentaire à une partie de la bordure périphérique dorsale. La zone d'union de la carapace dorsale et du plastron constitue le pont : celui-ci est plus ou moins échancré pour laisser passer les membres : encoches axillaires en avant, inguinales en arrière ; les deux parties libres du plastron par rapport à la dossière, sont les lobes antérieur et postérieur, parfois

Source : MNHN, Paris

mobiles grâce à des charnières. Entre le lobe antérieur et la dossière sortent le cou et la tête, en avant des membres antérieurs, le passage étant éventuellement élargi par une échancrure nuchale de la dossière ; entre le lobe postérieur et la carapace dorsale sort la queue, en arrière des membres postérieurs, le passage étant éventuellement facilité par une plus ou moins grande encoche anale du lobe postérieur ; la morphologie de cette encoche est variable avec les individus, notamment par dimorphisme sexuel. Les variations sexuelles sont difficiles à établir : chez les Tortues actuelles, certaines sont évidentes ; pour ne parler que du squelette, la variation de la taille de la carapace ne nous est pas d'un grand secours en paléontologie, pas plus que la longueur de la queue ; plusieurs caractères considérés comme sexuels (convexité du plastron du mâle, bombement du bord postérieur inférieur de la carapace dorsale et encoche anale plus arrondie et moins anguleuse chez la femelle, etc...) ne sont pas toujours applicables et varient individuellement (cf. Loveridge et Williams 1957).

**Les individus juvéniles** se reconnaissent notamment à l'ossification incomplète des plaques, laissant entre les éléments des fontanelles qui seront généralement comblées chez l'adulte ; les écailles Vertébrales sont particulièrement larges ; chez les Trionychidae toujours dépourvus d'écailles, la décoration de la très jeune carapace dorsale est surchargée de bourrelets dorsaux longitudinaux, et les côtes dépassent très longuement le bord du disque pleural encore petit.

**Les Testudinoidea** étudiés ici comportent les éléments osseux et écailleux présentés sur la Fig. 47. Le nombre d'écailles varie peu : la réduction ou l'absence de la Cervicale est un caractère évolué de même que la fusion éventuelle des Marginales 12 en une Supracaudale chez les Testudinidae.

La présence chez les Chelydridae de Supramarginales et d'Inframarginales (entre les Axillaires et les Inguinales), est un caractère primitif. Éventuellement le nombre des neurales et des suprapygales varie : l'évolution va dans le sens de la réduction du nombre de plaques et d'écailles.

**Les Trionychoidea :**

*Les Carettochelyidae* n'ont pas d'écailles ou en ont de très réduites, ils n'ont que dix paires de périphériques au lieu de onze et une seule suprapygale ; en avant de celle-ci, les dernières pleurales se joignent médialement, en arrière de la neurale postérieure (6e ou 7e) comme chez les Trionychidae.

*Les carapaces des Trionychidae* sont encore plus réduites que celles des Carettochelyidae : pas de périphériques, ni de suprapygale ni de pygale ; pas d'entoplastron : suivant l'hypothèse de Williams et McDowell (1952), sa place est occupée par une fontanelle, l'entoplastron classique étant en fait, pour ces auteurs, le résultat de la fusion des deux vrais épiplastrons, et les épiplastrons classiques étant en fait des préplastrons (voir Fig. 69) ; jamais d'écailles.

**Les Pelomedusidae** sont construits sur le modèle de la Fig. 48 : onze paires de périphériques, comme chez les Testudinoidea, mais une seule suprapygale, et jonction des dernières pleurales en arrière de la dernière neurale, comme chez les Carettochelyidae et les Trionychidae.

L'écaille Cervicale a disparu, contrairement aux Chelidae, autre famille de Pleurodires. Parfois, chez les Pleurodires, les neurales sont réduites ou absentes, au moins dorsalement.

Le plastron des Pelomedusidae est plus primitif que celui des Cryptodires étudiés ici, puisqu'il comporte encore des mésoplastrons, latéraux, sauf chez le genre *Pelusios* où ils se joignent médialement. Ces plaques ont disparu chez les Chelidae. Une écaille Intergulaire est encore présente comme chez les Chelidae. Čkhikvadze (1970a) a homologué les Gulaires des Testudinoidea aux Intergulaires des Pleurodires, d'après l'observation d'un Cryptodire Dermatémydidé fossile (*Basilemys*). Je garde cependant par commodité le terme de Gulaires pour les Testudinoidea.

## 2. — L'ORNEMENTATION

Elle varie d'une espèce ou d'un groupe à l'autre. En général, les carapaces sont ornées de fins sillons vasculaires plus ou moins longs, larges, dichotomisés, anastomosés. Le réseau est particulièrement net, parmi les groupes ici étudiés, chez les Chelydridae et les Pelomedusidae.

D'autre part, les bourrelets ornant la surface des plaques sont dus à l'empreinte des écailles et liés à leur croissance : annuli de croissance, lignes ou costulations divergeant à partir d'un centre

Source : MNHN, Paris

de radiation. Les dispositions de ces bourrelets et annuli varient et sont parfois caractéristiques d'un taxon donné (genre notamment). La carapace des Trionychoidea, non recouverte d'écailles mais d'une peau, a une surface osseuse creusée de cupules ou de sillons séparés par des bourrelets, disposés radiairement et concentriquement à partir et autour d'un centre ponctuel ou d'un axe.

### 3. – REMARQUES À PROPOS DES MEMBRES ET CEINTURES

**Scapula :** chez les Tortues, la scapula, orientée à peu près verticalement, comporte ventralement un processus participant à la cavité glénoïde et dirigé médialement par rapport à celle-ci : cette pièce est considérée soit comme un procoracoïde, soit comme un acromion. Vialleton (1924) le considère comme homologue du mésoscapulum de W. K. Parker. Je l'appellerai ici conventionnellement procoracoïde.

**Humérus :** Rappelons que, du fait du développement de la carapace, le membre antérieur a subi une rotation vers l'avant, ce qui l'amène en position antérieure (voir Romer 1956 et Vialleton 1924); de ce fait, les trochanters ou tubercules de l'humérus, situés de part et d'autre de la tête proximale, se trouvent déplacés : le petit trochanter, latéral = radial (crête deltopectorale des autres Reptiles) prenant une position médiale, le grand trochanter, médial = ulnaire, prenant une position latérale, ce qui est source de confusions (voir Romer 1956 : trochanter latéral des figures = trochanter médial du texte). Je prends donc soin de préciser dans mon texte si le trochanter est radial (donc en position médiale) ou ulnaire (donc en position latérale). Rappelons aussi que chez les Tortues non marines, le radius est médial et postérieur par rapport à l'ulna, tandis que chez les Chelonioidea, l'avant-bras a subi une torsion, de sorte que la tête proximale du radius est médiale et sa tête distale est latérale : la main étant entraînée par la torsion, le doigt I devient latéral au lieu d'être médial comme chez les autres Tortues.

L'humérus et le fémur se ressemblent; l'humérus, dans le cas où la partie proximale est brisée, se reconnaît particulièrement à la présence de la gouttière ou du canal ectépicondylaire distal, situé du côté radial, donc médial et antérieur; il arrive toutefois que le canal soit imperceptible (*Testudo*). Dans plusieurs familles étudiées ici, les deux trochanters proximaux du fémur sont réunis ventralement, soit complètement (Testudinidae) soit sur une partie de leur longueur (Emydidae), ce qui facilite la distinction de cet os de l'humérus, surtout lorsque le canal ectépicondylaire n'est pas visible ou lorsque l'os s'est déformé au cours de la fossilisation.

**Bassin** : chez les Pleurodires et contrairement aux Cryptodires, il est lié fermement à la carapace : l'ilion est lié dorsalement, par suture, aux faces ventrales des pleurales 7 et 8, l'ischion et le pubis sont liés, par suture, à la face dorsale du xiphiplastron : c'est même sur la base de ce caractère, suture du bassin à la carapace, que l'on considère *Protochersis* et *Platychelys* comme déjà Pleurodires. Chez les Cryptodires, l'attache bassin-carapace se fait par ligaments; la liaison de l'ilion à la carapace dorsale laisse une rugosité sur la face ventrale de la pleurale 8; la liaison pubis-plastron laisse généralement (Testudinidae, Emydidae) une trace ovale sur la face dorsale du xiphiplastron et il y a parfois, en arrière et médialement, un bourrelet, ou une zone de rugosités, à l'endroit où était fixé l'ischion.

## V – REMARQUES SUR LA BIBLIOGRAPHIE

La littérature sur les Tortues étant trop abondante pour être donnée ici, je n'ai cité que les ouvrages principaux, la plupart de ceux des auteurs mentionnés dans le texte. Le lecteur se reportera aux ouvrages classiques tels que ceux de Bergounioux, Hummel (et particulièrement le Fossilium Catalogus, pars 52, 1932), O. Kuhn (Fossilium Catalogus, pars 107, 1964), Hay (et particulièrement sa célèbre monographie des Tortues d'Amérique du Nord, 1908), Williams, etc...

Étant donné que la dénomination des espèces n'est souvent que provisoire, je n'ai pas toujours

Source : MNHN, Paris

donné toutes les synonymies des taxons : les ouvrages cités et particulièrement le Fossilium Catalogus et les Catalogues de Lydekker (1889), Boulenger (1889), Gray (1855-1872), Wermuth et Mertens (1961), donnent les compléments nécessaires.

Je n'ai pas pu tenir compte de certains ouvrages parus trop récemment (Gaffney 1975, ouvrages de Čkhikvadze en cours de traduction).

## VI – ABRÉVIATIONS DES MUSÉES ET UNIVERSITÉS D'OÙ PROVIENNENT LES COLLECTIONS EXAMINÉES

AMNH : American Museum of Natural History, New-York. Herpetology.
BM : British Museum (Natural History), Londres. Zoology (Reptiles) et Palaeontology.
ICT : Institut Catholique de Toulouse.
IGPG : Istituto di Geologia, Paleontologia e Geologia applicata, Padoue.
IGT : Istituto di Geologia, Turin. Musée de Géologie de la Faculté des Sciences.
IRScNB : Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles.
MCSN : Museo Civico di Storia Naturale, Vérone.
MCZH : Museum of Comparative Zoology. The Agassiz Museum of Harvard University, Gambridge (Massachussetts).
MHNB : Musée d'Histoire Naturelle de Bordeaux.
MHNL : Musée d'Histoire Naturelle de Lyon.
MHNM : Musée d'Histoire Naturelle de Marseille.
MHNT : Musée d'Histoire Naturelle de Toulouse.
ML : Musée de Libourne.
MNHN : Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
NHMW : Naturhistorisches Museum, Vienne. Zoologie.
UAM 1 : Université d'Aix-Marseille 1. Laboratoire de Géologie historique et de Paléontologie.
UBT : Université de Bordeaux-Talence. Laboratoire de Biostratigraphie.
UD : Université de Dijon. Institut des Sciences de la Terre.
UL 1 : Université de Lyon 1, Villeurbanne. Centre de Paléontologie stratigraphique.
UM 2 : Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier 2.
UP 6 : Université Pierre et Marie Curie, Paris 6. Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et de Paléontologie humaine.
UP : Université de Poitiers. Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et de Paléontologie humaine.
UT : Université de Toulouse. Laboratoire de Géologie.

## GISEMENTS

Les localités qui ont livré les spécimens de Tortues étudiés dans ce mémoire sont dispersées géographiquement dans toute la France et réparties stratigraphiquement du Campanien au Pliocène. Les gisements n'ont pas été rassemblés en provinces, les parentés et migrations des espèces étant la plupart du temps encore énigmatiques. Par commodité, j'ai regroupé les localités ou groupes de localités en six régions.

La Fig. 49 représente les régions avec les départements intéressés. Sur les Fig. 50 à 54 j'ai localisé les gisements par des points numérotés; les numéros ne coïncident pas et ne s'ordonnent pas d'une figure à l'autre; le département de chaque localité est mentionné dans la légende de ces figures afin de situer également le gisement sur la Fig. 49.

Source : MNHN, Paris

Sur chaque figure, j'ai numéroté les localités dans l'ordre de la stratigraphie, dans la mesure du possible étant donné la position imprécise de plusieurs gisements. J'ai utilisé la terminologie des étages et sous-étages marins.

La plupart des gisements comportant des Tortues fossiles sont ou étaient exploités pour la découverte de Mammifères : ils sont célèbres et ne nécessitent pas de mise au point sur leur âge, que l'étude des Chéloniens, mauvais indicateurs stratigraphiques, ne précise ou ne modifie pas. On trouvera des précisions à leur sujet dans les cartes géologiques et dans les ouvrages consacrés aux Mammifères qui en sont extraits ; citons notamment (outre les publications mentionnées dans le texte) :

En ce qui concerne :

Diverses régions de France : Ginsburg 1968, 1972 (a, b, c) ; Hartenberger 1971 ; Pomerol 1973 ; Savage et al. 1965 ; colloque de l'Éocène 1969 ; Thaler 1965.

La région Ouest : Cinsburg 1963, 1972 (d) ; Cinsburg et Janvier 1970 ; Telles Antunes et al. 1973.

Le Bassin Parisien : Pomerol et Feugueur 1968 ; Michaux 1964 ; Russell 1967, 1968 ; Russell et al. 1967 ; Savage et al. 1965.

Le Centre : Hugueney 1969 ; Lavocat 1951.

Le Sud-Ouest : Brunet 1970 (a, b) ; Crouzel 1972 ; Hartenberger et al. 1969 ; Hoffstetter et Rage 1972 ; Richard, M. 1946 ; Ringeade 1967, 1971, 1972.

Les Phosphorites du Quercy : de Bonis et al. 1973 ; Crochet 1971 ; Lange 1970.

La Provence : Cinsburg 1963 ; Cinsburg et al. 1967 ; Popoff 1973 ; Vianey-Liaud 1972.

L'Alsace : Sittler 1969.

En ce qui concerne, en outre, les équivalences d'étages à partir du Miocène, voir Cicha 1970.

On trouvera ci-après la liste des gisements par ordre alphabétique et avec mention de la faune chélonienne. Les régions mentionnées pour chaque localité sont représentées Fig. 49. Voir également le tableau 20, dans les conclusions générales.

ABREST (Allier) — Voir VERNET.

AIGUILLON (Lot-et-Garonne), ses environs aux Coteaux de Miols. Région 5 ; Fig. 54, point 67. Oligocène supérieur.
— *Ptychogaster* sp.
— un Géochéloniné indéterminé (*Ergilemys* ?).

AILLAS et GANS (Gironde) — Région 5 ; Fig. 54, points 51 bis et 51. Marnes à Unios du Bazadais. Aquitanien moyen, bio-zone de Montaigu-le-Blin.
— *Trionyx* sp.

AIX-EN-PROVENCE (Bouches-du-Rhône) — Région 6 ; Fig. 53, point 33. Stampien-Aquitanien.
— *Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847 b.
— *Trionyx* sp.

AGENAIS — Région 5. Calcaire gris. Aquitanien supérieur, bio-zone de Laugnac.
— *Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847 b.

AMBÉRIEUX (Ain) — Région 4 ; Fig. 53, point 54. Turolien. Localité type de l'espèce :
— *Testudo amberiacensis* Depéret, 1894 (groupe *pyrenaica* Depéret et Donnezan, 1890).

ANCELY-LA LIVINIÈRE (Hérault) — Région 5 ; Fig. 54, point 4. Lutétien supérieur.
— *Palaeochelys* sp.

ARGENTON-SUR-CREUSE (Indre). Région 2 ; Fig. 51, point 1. Lutétien inférieur.
*Neochelys* cf. *eocaenica* (De Stefano, 1902 c).
*Trionyx* sp.

Source : MNHN, Paris

ARMISSAN (Aude) — Région 5 ; Fig. 54, point 55. Stampien-Aquitanien.
— *Trionyx* sp.
— *Palaeochelys « astrei »* Bergounioux, 1935. Dans sa localité type.

ARTENAY (Loiret) — Région 2 ; Fig. 51, point 12. Sables de l'Orléanais. Burdigalien « moyen ».
— *Trionyx stiriacus* Peters, 1855.
— *Mauremys pygolopha* (Peters, 1868)
— *Testudo ginsburgi* n. sp. ; dans sa localité type.
— un Géochéloniné indéterminé.
— *Chelydropsis* sp.

AUBIGNAS (Ardèche) — Région 4 ; Fig. 53, point 55. Turolien-Pliocène.
— *Testudo* cf. *amberiacensis* Depéret, 1894 (groupe *pyrenaica* Depéret et Donnezan, 1890.
— *Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri* (Bergounioux, 1931).

AUBRELONG 1 (Lot) commune de Bach — Région 5 ; Fig. 54, point 74. Sannoisien, biozone de Ronzon. Phosphorites du Quercy.
— Un Emydidé indéterminé.
— un Testudinidé indéterminé.

AUMELAS (Hérault) — Région 5. Lutétien (Hartenberger, Sigé, Sudre 1969).
— *Palaeochelys* sp., groupe *crassus* (Owen et Bell, 1849).

AUPS (Var) — Région 6 ; Fig. 53, point 3. Maestrichtien (Rogniacien).
— Un Pélomédusidé indéterminé.

AUPS — BOIS de FABRÈGUES (Var) — Région 6 ; Fig. 53, point 50. Helvétien-Tortonien inférieur.
— *Geochelone* (s. l.) sp.

AUTERIVE — Voir ESCOSSE.

AVARAY (Loir-et-Cher) — Région 2 ; Fig. 51, point 16. Limite Burdigalien supérieur-Helvétien.
— *Trionyx* sp.

AVENAY (Marne) — Région 1 ; Fig. 50, point 12. Sparnacien « supérieur ».
— *Neochelys* sp.
— *Trionyx* sp.
— *Palaeotrionyx vittatus* (Pomel, 1847 a).
— *Allaeochelys* sp.
— *Palaeochelys* sp.

AVIZE (Marne) — Région 1 ; Fig. 50, point 22. Sables à Unios et Térédines. Cuisien.
— *Trionyx* sp.
— *Allaeochelys* sp.

AY (Marne) — Région 1 ; Fig. 50, point 10. Agéen Lemoine. Sparnacien plus Cuisien? voir AVENAY.
— *Trionyx* sp.
— *Palaeotrionyx vittatus* (Pomel, 1847 a).
— *Allaeochelys* sp.

AZILLANET, OLONZAC, CESSERAS (Hérault) et PÉPIEUX (Aude) — Région 5 ; Fig. 54, points 9, 8, 7 et 6. Grès d'Aigne. Lutétien supérieur (ou Bartonien inférieur). Série type de l'espèce :
— *Neochelys eocaenica* (De Stefano, 1902 c).

BABY (Falaise de) (Gironde) — Région 5 ; Fig. 54, point 16. Ludien supérieur, biozone de Montmartre.
— *Trionyx* sp.
— *Cheirogaster maurini* Bergounioux, 1935.

BAGH (Lot) — Région 5 ; Fig. 54, point 74. Phosphorites du Quercy. Âge indéterminé : Stampien supérieur probable.
— *Ptychogaster cayluxensis* Lydekker, 1889. Localité type de l'espèce.

Source : MNHN, Paris

BADAÏRÈ (La) (Tarn) — Région 5 ; Fig. 54, point 12. Bartonien s. s. supérieur du Castrais. Voir CASTRES. Série type de l'espèce :
— *Allaeochelys parayrei* Noulet, 1867.

BAIGNEAUX-EN-BEAUCE (Eure-et-Loir) — Région 2 ; Fig. 51, point 13. Sables de l'Orléanais. Burdigalien « supérieur ».
— *Trionyx* sp.
— *Mauremys* sp.
— *Testudo mellingi* (Peters, 1868).
— Un Céochelonine indéterminé.

BARD (Haute-Loire) — Région 4 ; Fig. 53, point 22. Calcaire de Brioude. Oligocène. Localité type des espèces :
— ? *Palaeochelys « jungi »* (Bergounioux, 1936 b).
— *Testudo « roquesi »* Bergounioux, 1936 b (groupe *promarginata* Reinach, 1900).
— Un Géochéloniné indéterminé.

BAZAS (Gironde) — Voir BIRAC.

BÉNISSONS-DIEU (La) (Loire) — Région 4 ; Fig. 53, point 26. Oligocène.
— Un Céochéloniné indéterminé.

BIRAC et BAZAS (Gironde) — Région 5 ; Fig. 54, points 50 et 49. Marnes à Unios du Bazadais.
— Un Testudinoïdé indéterminé.

BOURC (Gironde) — Région 5 ; Fig. 54, point 22. Calcaire à Astéries. Stampien.
— Un Céochéloniné indéterminé.

BOURNONCLE-SAINT-PIERRE (Haute-Loire) — Région 4 ; Fig. 53, point 19. Oligocène. Localité type de l'espèce :
— *Cheirogaster gigas* (Bravard, 1843).
(et de : *« Emys elaverensis »*, *« Testudo media »*, *« Testudo minuta »* Bravard, 1843).

BOUZIGUES (Hérault) — Région 5 ; Fig. 53, point 44. Aquitanien supérieur, biozone de Laugnac.
— Un Testudinidé ou Emydidé indéterminé.

BRETE (La) (Gers) — Région 5 ; Fig. 54, point 56. Aquitanien supérieur, biozone de Laugnac.
— *Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847 b.
— *Chelydropsis* sp.

BROYES, près SÉZANNE (Marne) — Région 1 ; Fig. 50, point 21. Base du Cuisien.
— *Trionyx* sp.
— *Allaeochelys* sp.
— Un Emydidé (*Palaeochelys ?*) ou un Pélomédusidé (*Neochelys ?*) indéterminés.

BRUNSTATT, RIEDISHEIM, RIXHEIM (Haut-Rhin) — Sundgau — Région 3 ; Fig. 52. « Tongrien supérieur » (Ludien ou Stampien inférieur).
— *Ptychogaster* sp.

CAIGNAC (Haute-Garonne) — Région 5 ; Fig. 54, point 43. Stampien supérieur ?
— *Trionyx* sp.
— *Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847 b.

CARS, près de BLAYE (Gironde) — Région 5 ; Fig. 54, point 1, Lutétien supérieur ?
— « *Akrochelys neuvillei* » Bergounioux, 1935, dans sa localité d'origine.

CASTELMAUROU (Haute-Caronne) — Région 5 ; Fig. 54, point 68. Miocène.
— *Testudo* sp.

CASTELNAU-D'ARBIEU (Gers) — Région 5 ; Fig. 54, point 64. Helvétien inférieur.
— *Trionyx* sp.
— Un Emydidé indéterminé.

Source : MNHN, Paris

CASTICNO (Hérault) — Région 5 ; Fig. 53, point 6. Maestrichtien supérieur (« Danien »), Argiles et Crès de Saint-Chinian.
— Un Pélomédusidé indéterminé.
— Un Cryptodire indéterminé (voir ROCNAC).

CASTRES (Tarn) et ses environs — Région 5 ; Fig. 54, points 10, 11, 12, 13 et 14. Bartonien s. s. supérieur du Castrais, Bassin de l'Agout.
— *Neochelys* sp.
— *Allaeochelys parayrei* Noulet, 1867 } dans leur série type.
— *Hadrianus castrensis* (Bergounioux, 1935). }

CASTRIES (Hérault) — Région 5 ; Fig. 53, point 48. Helvétien.
— Un Emydidé indéterminé (? *Mauremys* sp.).

CERNAY-LES-REIMS (Marne) — Région 1 ; Fig. 50, point 4. Conglomérat de Cernay. Thanétien.
— *Trionyx* sp.
— *Compsemys* cf. *victa* Leidy, 1856.
— 2 Cryptodires indéterminés, dont un Baenoïdé apparenté à *Kallokibotium* et un « Chélydroïdé » possible.

CESSERAS — Voir AZILLANET.

CHACOTTE (La), MONTAICU-LE-BLIN (Allier) — Région 4 ; Fig. 53, point 38. Aquitanien moyen.
— *Trionyx* sp.
— *Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847 b.
— *Testudo* sp.

CHÂLONS-SUR-VESLE (Marne) — Région 1 ; Fig. 50, point 3. Thanétien.
— « *Trionyx* » sp.

CHAVOT (Marne) — Région 1 ; Fig. 50, point 28. Sables à Unios et Térédines, Cuisien (voir CRAUVES).
— *Neochelys* cf. *eocaenica* (De Stefano, 1902 c).
— *Trionyx* sp.
— *Palaeotrionyx vittatus* (Pomel, 1847 a) ?

CHAVROCHES — Voir SAINT-CÉRAND-LE-PUY.

CHEVILLY (Loiret) — Région 2 ; Fig. 51, point 15. Sables de l'Orléanais. Burdigalien « supérieur ».
— *Maurenys* sp.

CHILLEURS-AUX-BOIS (Loiret) — Région 2 ; Fig. 51, point 5. Sables de l'Orléanais. Burdigalien inférieur.
— *Maurenys* sp.
— *Ptychogaster* sp.
— *Testudo promarginata* Reinach, 1900.

CHITENAY (Loir-et-Cher) — Région 2 ; Fig. 51, point 4. Sables de l'Orléanais, base du Burdigalien « inférieur ».
— *Ptychogaster* sp.
— *Testudo* sp.

CODERET (Allier) — Région 4 ; Fig. 53, point 30. Stampien supérieur. Âge de La Milloque.
— *Ptychogaster* cf. *emydoides* Pomel, 1847 b.
— *Ergilemys* sp., forme à charnière.

? CŒUVRES-ET-VALSERY (Aisne) ou DAMERY (Marne) — Région 1 ; Fig. 50, points 14 et 13. Sparnacien ou Cuisien.
— *Trionyx* sp.
— Un Emydidé ou un Pélomédusidé (*Palaeochelys* ou *Neochelys*).

Source : MNHN, Paris

COMBERATIÈRE (Lot-et-Garonne) — Région 5 ; Fig. 54, point 28. Stampien supérieur, âge de La Milloque.
— Un Testudinidé indéterminé.

CONDÉ-EN-BRIE (Aisne) — Région 1 ; Fig. 50, point 17. Sommet du Sparnacien.
— *Neochelys* cf. *eocaenica* (De Stefano, 1902 c).
— *Trionyx* sp.
— *Palaeotrionyx vittatus* (Pomel, 1847 a).
— *Allaeochelys* sp.

CORMEILLES-EN-PARISIS (Val d'Oise) — Région 1 ; Fig. 50, point 36. Stampien (marnes à huîtres).
— Un petit Géochéloniné indéterminé.

COURNON (Puy-de-Dôme) — Région 4 ; Fig. 53, point 25. Oligocène (dont Stampien supérieur).
— *Palaeochelys laurenti* (Bergounioux, 1934 b).
— (« *Testudo lemanensis* » Bravard, 1843, dans sa localité type).

CRÉCHY (Allier) — Région 4 ; Fig. 53, point 41. Région de SAINT-GÉRAND-LE-PUY, Stampien supérieur ou Aquitanien.
— *Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847 b.
— *Ergilemys* sp. (forme à charnière).
— Un Géochéloniné indéterminé.
— *Chelydropsis* sp. = *meilheuratiae* (Pomel, 1846)? = *decheni* (H. von Meyer, 1852)?

CUGURON (Vaucluse) — Région 6 ; Fig. 53, point 52. Turolien. Voir MONT-LUBÉRON.
— *Geochelone* (s.l.) cf. *perpiniana* (Depéret, 1885).

CUIS (Marne) — Région 1 ; Fig. 50, point 25. Agéen Lemoine. Sables à Unios et Térédines. Cuisien et éventuellement Sparnacien.
— *Neochelys* cf. *eocaenica* (De Stefano, 1902 c).
— *Trionyx michauxi* n. sp.?
— *Allaeochelys* sp.
— *Palaeochelys* sp.
— *Hadrianus* sp.

GUISE-LAMOTHE ou LA-MOTTE (Oise) — Région 1 ; Fig. 50, point 23. Cuisien.
— *Trionyx* sp.
— *Allaeochelys* sp. (« *Apholidemys granosa* et *sublaevis* » Pomel, 1847 a, localité type).
— Un Emydidé et/ou un Pélomédusidé indéterminé.

DAMERY — Voir CŒUVRES et VALSERY.

DÉBRUGE (La) = CARCAS (Var) — Région 6 ; Fig. 53, point 17. Ludien.
— *Palaeochelys* sp.
— Un Géochéloniné indéterminé (probablement *Cheirogaster*).

DÉNEZÉ — Voir Faluns savignéens.

DIEUPENTALE (Tarn-et-Garonne) — Région 5 ; Fig. 54, point 34. Stampien supérieur.
— *Trionyx* sp.
— *Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847 b.
— « *Testudo chailloti* » Bergounioux, 1935, dans sa localité type (= *Ergilemys ?*)

EGALAYES (Drôme) — Région 6 ; Fig. 53, point 16. Lutétien supérieur.
— *Palaeochelys* sp.

ÉPERNAY (Région d') (Marne) — Région 1 ; Fig. 50, point 19. Sparnacien et éventuellement Cuisien.
— *Neochelys* cf. *eocaenica* (De Stefano, 1902 c).
— *Trionyx* sp.
— *Allaeochelys* sp.

Source : MNHN, Paris

ESGAMPS (Lot) — Région 5 ; Fig. 54, point 72. Phosphorites du Quercy. Ludien, âge de Montmartre.
— Un Testudinité et un Emydidé indéterminés.

ESGOSSE et environs de PAMIERS (Ariège) — Région 5 ; Fig. 54, points 48 et 45. Rives de l'Ariège. Stampien supérieur ?
— *Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847 b.

EUZET-LES-BAINS (Gard) — Région 6 ; Fig. 53, point 13. Bartonien supérieur.
— Un genre indéterminé (? *Palaeochelys* sp.).

FAJAC-LA-RELENQUE (Aude) — Région 5 ; Fig. 54 ; point 69. Stampien supérieur ou Aquitanien ?
— *Chelydropsis* sp.

FALUNS SAVIGNÉENS : DÉNEZÉ (La Brosse), LASSE. NOYANT-SOUS-LE-LUDE, PONTIGNÉ, SAVIGNÉ-SUR-LATHAN (Maine-et-Loire et Indre-et-Loire) — Région 2 ; Fig. 51, points 9, 11, 7, 8 et 10. Burdigalien inférieur et Helvétien inférieur éventuellement.
— *Trionyx* sp.
— *Ptychogaster* sp.
— *Testudo promarginata* Reinach, 1900 (voir GHILLEURS).
— Chelydropsis sp.

FÉLINES 2 (Aude) — Région 5 ; Fig. 54, point 5. Marnes à Tortues et Limnées, Bartonien inférieur.
— Un Pélomédusidé indéterminé (? *Neochelys* sp.)

FÈRE (La) (Aisne) — Région 1 ; Fig. 50, point 2. Thanétien.
— Un genre indéterminé (Testudinidé ?).

FONS 0 (Gard) — Région 6 ; Fig. 53, point 8. Crétacé supérieur.
— Un Pélomédusidé indéterminé.

FUVEAU et VALDONNE (Bouches-du-Rhône) — Région 6 ; Fig. 53, point 2. Campanien supérieur, Fuvélien, série type des espèces.
— *Polysternon provinciale* (Matheron, 1869).
— *Elochelys perfecta* Nopcsa, 1931.

GAILLAC (environs de) (Tarn) — Région 5 ; Fig. 54, point 32. Stampien (moyen ?) et/ou Bartonien supérieur.
— *Trionyx* sp.

GANNAT (Allier) — Région 4 ; Fig. 53, point 27, Stampien supérieur.
— *Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847 b.

GANS — Voir AILLAS.

GIBEL — Voir GRÉPIAC.

GRAVE (La) (Gironde) — Région 5 ; Fig. 54, point 15. Molasses. Ludien, âge de Montmartre.
— *Trionyx* sp.
— Un Emydidé indéterminé (? *Palaeochelys* sp.).
— Un Géocheloniné indéterminé (? *Cheirogaster* sp.).

GRAUVES (Marne) — Région 1 ; Fig. 50, point 24. Sables à Unios et Térédines, Guisien.
— *Neochelys* cf. *eocaenica* (De Stefano, 1902 c).
— *Trionyx michauxi* n. sp. ?
— *Palaeotrionyx vittatus* (Pomel, 1847 a).
— *Allaeochelys* sp.
— *Palaeochelys* sp.
— *Hadrianus* sp.

Source : MNHN, Paris

GRÉPIAC, VENERQUE, AUTERIVE, MONESTROL, GI8EL (Haute-Garonne) (voir : Environs de Pamiers et Rives de l'Ariège à ESCOSSE) — Région 5 ; Fig. 54, points 40, 39, 41, 42 et 44. Stampien supérieur ?
— *Trionyx* sp.
— *Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847 b.

GRIVE-SAINT-ALBAN (La) (Isère) — Région 4 ; Fig. 53, point 49. Tortonien et Helvétien éventuellement (anciennes collections).
— *Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri* (Bergounioux, 1931).
— *Testudo* sp. (*canetotiana* Lartet, 1851 ?, groupe *antiqua* Bronn, 1831).

HAUTEVIGNES (Lot-et-Garonne) — Région 5 ; Fig. 54, point 31. Stampien supérieur.
— *Trionyx* sp.
— Un Emydidé ou Testudinidé indéterminé.

ISSEL (Aude) — Région 5 ; Fig. 54, point 2. Lutétien supérieur.
— *Neochelys* sp., et un Pélomédusidé indéterminé ?
— *Trionyx* sp.

ISSY-LES-MOULINEAUX et MEUDON (Hauts-de-Seine) — Région 1 ; Fig. 50, points 9 et 8. Sparnacien.
— *Palaeotrionyx vittatus* (Pomel, 1847 a).

ITARDIES (Tarn-et-Garonne) — Région 5 ; Fig. 54, points 73 et 74. Phosphorites du Quercy. Stampien.
— *Palaeochelys laurenti* (Bergounioux, 1934 b).
— *Ergilemys* sp.

KLEIN-KEMBS (Haut-Rhin), Sundgau — Région 3 ; Fig. 52. Bassin de Mulhouse. Stampien inférieur.
— *Ptychogaster laurae* Förster et Becker, 1888, dans sa série type.

LANGLÈS (Lot-et-Garonne) — Région 5 ; Fig. 54, point 17. Éocène supérieur ou Oligocène.
— *Trionyx* sp.
— Un Testudinidé ?

LANGY (Allier) — Région 4 ; Fig. 53, point 39. Région de SAINT-GÉRAND-LE-PUY. Aquitanien (+ Stampien ?).
— *Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847 b (dans une des localités types).
— ? *Testudo* sp.

LAUGNAC (Lot-et-Garonne) — Région 5 ; Fig. 54, point 53. Aquitanien supérieur.
— *Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847 b.

LAUTREC et ses environs (LA BASTIDE, L'ISSARTADE) (Tarn) — Région 5 ; Fig. 54, point 10. Bartonien du Gastrais (voir GASTRES).
— *Trionyx* sp.
— *Allaeochelys parayrei* Noulet, 1867, dans la série type de l'espèce.

LÉOGNAN (Gironde) — Région 5 ; Fig. 54, point 57. Burdilalien. Voir PONT-POURQUEY à SAUCATS. Localité type des « espèces » de Delfortrie :
— *Trionyx* sp.
— « *Trachyaspis miocenicus* » Delfortrie, 1869.
— « *Chelonia girundica* » Delfortrie, 1869.

LIVINIÈRE (La) (Hérault) — Région 5 ; Fig. 54, point 4. Lutétien supérieur ou Bartonien inférieur (voir AZILLANET).
— *Neochelys eocaenica* (De Stefano, 1902 c).

LIVINIÈRE 2 (La) (Hérault) — *id.* Marnes jaunes à Tortues et Mammifères. Bartonien inférieur.
— Un Pélomédusité indéterminé.

Source : MNHN, Paris

LOSTANGES (Lot) — Région 5 ; Fig. 54, points 70-71. Phosphorites du Quercy. Éocène supérieur.
— Un Testudinidé indéterminé.
— *Dithyrosternon* sp.

MANCY (Marne) — Région 1 ; Fig. 50, point 26. Sables à Unios et Térédines, Cuisien. Voir GRAUVES.
— *Neochelys* cf. *eocaenica* (De Stefano, 1902 c).
— *Trionyx michauxi* n. sp., dans sa localité type.
— *Palaeotrionyx vittatus* (Pomel, 1847 a).
— *Allaeochelys* sp.
— *Palaeochelys* sp.
— *Hadrianus* sp.

MANOSQUE (Alpes-de-Haute-Provence) — Région 6 ; Fig. 53, point 24. Oligocène.
— *Palaeochelys manuascensis* (Bergounioux, 1934 b).
— *Chelydropsis manuascensis* Bergounioux, 1936 c (= *sanctihenrici* n. sp. ?)

MARCOIN (Puy-de-Dôme) — Région 4 ; Fig. 53, point 36. Aquitanien.
— ? *Ptychogaster* sp.
— *Testudo* sp.
— Un Géochélonidé indéterminé.

MARSEILLE, SÉON-SAINT-ANDRÉ et SAINT-HENRI (Bouches-du-Rhône) — Région 6, Fig. 53, points 28 et 29. Oligocène dont un niveau Stampien supérieur. Marnes, argiles et lignites.
— *Mauremys massiliensis* (Bergounioux, 1936 a).
— *Palaeochelys laurenti* (Bergounioux, 1934 b).
— *Cheirogaster* sp.
— « *Testudo pusilla* » Bergounioux, 1936 a.
— *Chelydropsis sanctihenrici* n. sp., dans sa localité type.

MARSOLAN (Cers) — Région 5 ; Fig. 54, point 59. Burdigalien de Pellécahus.
— *Testudo* cf. *promarginata* Reinach, 1900.

MASSALE (La), à SAÏX (Tarn) — Région 5 ; Fig. 54, point 14. Bartonien du Castrais. Voir GASTRES. Série type de l'espèce :
— *Allaeochelys parayrei* Noulet, 1867.

MENAT (Allier) — Région 4 ; Fig. 53, point 9. Thanétien.
— *Compsemys* cf. *victa* Leidy, 1856.
— *Trionyx* sp. ?

MEUDON — voir ISSY-LES-MOULINEAUX.

MILLOQUE (La) (Lot-et-Caronne) — Région 5 ; Fig. 54, point 29. Stampien supérieur.
— *Trionyx* sp.
— *Ergilemys bruneti* n. sp., dans sa localité type.
— *Chelydropsis* cf. *sanctihenrici* n. sp.

MILLY-LE-MEUCON ou LA-ROCHE-RABOT (Maine-et-Loire) — Région 2 ; Fig. 51, point 2. Éocène supérieur.
— *Palaeochelys* aff. *parisiensis* (Gray, 1831).

MOISSAC (Tarn-et-Garonne). Région 5 ; Fig. 54, point 35. Stampien supérieur.
— *Trionyx* sp.
— Un Testudinidé indéterminé.

MONESTROL — Voir ESCOSSE.

MONSÉCUR — Voir SAINT-VIVIEN.

MONTAICU-LE-BLIN — Voir LA CHAGOTTE.

Source : MNHN, Paris

MONT-AIMÉ ou VERTUS (Marne) — Région 1 ; Fig. 50, point 1. Paléocène, Montien. Calcaire marin. Localité type de l'espèce :
— *Taphrosphys ambiguus* (Gaudry, 1890).

MONT-BERNON (Marne) — Région 1 ; Fig. 50, point 19, environs d'Épernay. Sparnacien (stratotype) et Cuisien (Sable à gros grains), lequel niveau comporte :
— *Neochelys* sp.
— *Palaeochelys* sp.

MONT-DE-BERRU (Marne) — Région 1 ; Fig. 50, point 4. Thanétien. Voir CERNAY.
— *Trionyx* sp.
— *Compsemys* cf. *victa* Leidy, 1856.
— Deux Cryptodires indéterminés (voir à CERNAY).

MONT-LUBÉRON ou LÉBERON (Vaucluse) — Région 6 ; Fig. 53, point 53. Turolien. Voir CUCURON.
— *Testudo* sp. (*amberiacensis* Depéret, 1894) ? ; groupe *pyrenaica* Depéret et Donnezan, 1890.
— *Geochelone* (s.l.) *leberonensis* (Depéret, 1890), groupe *perpiniana* (Depéret, 1885).

MONTHELON (Marne) — Région 1 ; Fig. 50, point 27. Sables à Unios et Térédines. Cuisien.
— *Neochelys* cf. *eocaenica* (De Stefano, 1902 c).
— *Trionyx michauxi* n. sp. ?
— *Palaeochelys* sp.
— *Hadrianus* sp.

MONTMARTRE (Seine) ; NOISY-LE-SEC, ROMAINVILLE, MONTREUIL (Seine-Saint-Denis) ; VILLEJUIF (Val-de-Marne) — Région 1 ; Fig. 50, points 34, 33, 32, 30 et 31. Cypse de Paris. Ludien.
— *Trionyx* sp.
— *Palaeochelys parisiensis* (Cray, 1831), dans sa série type.
— *Cheirogaster* sp.

MONTOULIERS (Hérault) — Région 5 ; Fig. 53, point 7. Maestrichtien supérieur (« Danien »). Voir CASTICNO.
— Un Pélomédusidé indéterminé.

MONTOULIEU (Hérault) — Région 5 ; Fig. 53, point 34. Lignites, Stampien.
— ? *Neochelys montolivensis* (Roman, 1897).

MONTPELLIER (Hérault) — Région 5 ; Fig. 53, point 56. Sables. Pliocène.
— *Trionyx pliopedemontanus* Sacco, 1889.
— *Mauremys* sp.
— *Testudo* sp.

MONTREDON (Aude) — Région 5 ; Fig. 53, point 51. Vallésien.
— Un Géochélonidé indéterminé (*Geochelone* s.L, groupe *perpiniana* (Depéret, 1885) ?

MONTREUIL — voir MONTMARTRE.

MUIRANCOURT (Oise) — Région 1 ; Fig. 50, point 11. Lignites. Sparnacien.
— *Palaeotrionyx vittatus* (Pomel, 1847 a), dans sa localité type.

MUTIGNY (Marne) — Région 1 ; Fig. 50, point 20. Sparnacien « inférieur ».
— *Neochelys* sp.
— *Trionyx* sp.
— *Palaeotrionyx vittatus* (Pomel, 1847 a).
— *Allaeochelys* sp.
— *Palaeochelys* sp.

Source : MNHN, Paris

NESCHERS à LA SAUVETAT (Route de) (Puy-de-Dôme) — Région 4 ; Fig. 53, point 21 bis. Calcaire moyen, Oligocène.
— ? *Palaeochelys* sp.
— Un Géochéloniné indéterminé.

NEUVILLE-AUX-BOIS (Loiret) — Région 2 ; Fig. 51, point 6. Sables de l'Orléanais. Burdigalien « inférieur ». Voir CHILLEURS.
— *Trionyx* sp.
— *Mauremys* sp.
— *Testudo promarginata* Reinach, 1900.
— Un Géochéloniné indéterminé.

NOISY-LE-SEC — Voir MONTMARTRE.
— *Palaeochelys parisiensis*.

NOYANT-SOUS-LE-LUDE = NOYANT-MÉON (Maine-et-Loire). — Région 2 ; Fig. 51, point 7. Faluns savignéens. Burdigalien « inférieur », et Helvétien inférieur éventuellement.
— *Trionyx* sp.
— *Mauremys* sp.

OLONZAC — Voir AZILLANET.

PALETTE (Bouches-du-Rhône) — Région 6 ; Fig. 53, point 11 ; Cuisien.
— *Palaeochelys corroyi* (Bergounioux, 1933 b), dans sa localité type.

PAMIERS (voir ÉSCOSSE).

PANTIN-ROMAINVILLE (Seine-Saint-Denis) — Région 1 ; Fig. 50, points 32-33. Marnes blanches supragypseuses. Ludien supérieur.
— *Palaeochelys* cf. *parisiensis* (Gray, 1831).

PARIS — Voir MONTMARTRE.

PAULHIAC (Lot-et-Garonne) — Région 5 ; Fig. 54, point 52. Aquitanien inférieur.
— Un Testudinidé indéterminé.

PECHBONNIEU (Haute-Garonne) — Région 5 ; Fig. 54, point 38. Stampien supérieur.
— *Trionyx* sp.
— Un Testudinidé indéterminé (? *Ergilemys* sp.).
— *Chelydropsis* sp., groupe *sanctihenrici* n. sp.

PECH-CRABIT (Lot) — Région 5 ; Fig. 54, points 73-74. Phosphorites du Quercy. Stampien supérieur.
— Un Emydidé indéterminé.
— *Ergilemys* sp.

PECH-DU-FRAYSSE (Tarn-et-Garonne) — Région 5 ; Fig. 54, points 73 et 74. Phosphorites du Quercy. Stampien supérieur.
— Un ou deux Emydidés indéterminés.
— *Ptychogaster cayluxensis* Lydekker, 1889.
— *Ergilemys* sp. (forme à charnière).
— *Cheirogaster phosphoritarum* (Bergounioux, 1935).
— *Chelydropsis* sp., groupe *decheni-sanctihenrici*.

PÉPIEUX — Voir AZILLANET.

PERPIGNAN (Pyrénées-Orientales). — Région 5 ; Fig. 54, point 66 et Fig. 52. Pliocène du Roussillon. Localité type des espèces de Depéret, Depéret et Donnezan suivantes :
— *Trionyx* cf. *pliopedemontanus* Sacco, 1889.
— *Mauremys gaudryi* (Depéret, 1885).
— *Testudo pyrenaica* Depéret et Donnezan, 1890.
— *Geochelone* (s. l.) *perpiniana* (Depéret, 1885).

Source : MNHN, Paris

PEUBLANG (Allier) — Région 4 ; Fig. 53, point 32. Stampien supérieur.
— *Ptychogaster emydoides.*

PEYREGRÉGHEN (Lot-et-Garonne) — Région 5 ; Fig. 54, point 62. Helvétien inférieur.
— *Trionyx* sp.

PLASSAG (Gironde) — Région 5 ; Fig. 54. Bartonien ou Ludien.
— *Trionyx* sp.

PONT-DU-CHÂTEAU (Puy-de-Dôme) — Région 4 ; Fig. 53, point 31. Stampien supérieur.
— ? *Chelydropsis* sp.

PONTIGNÉ — Voir FALUNS SAVIGNÉENS.

PONTLEVOY (Loir-et-Cher) — Région 2 ; Fig. 51, point 17. Faluns pontiléviens. Helvétien inférieur.
— *Trionyx* sp.
— *Mauremys* sp.
— *Ptychogaster (Temnoclemys)* sp.
— *Testudo* sp.
— *Ergilemys* sp.
— *Chelydropsis* sp.

PONT-POURQUEY = SAUGATS (Gironde) — Région 5 ; Fig. 54, point 58. Burdigalien.
— *Trionyx* sp.
— « *Chelonia girundica* ».

POTASSES D'ALSACE, N. de MULHOUSE (Haut-Rhin) — Région 3 ; Fig. 52. « Lattorfien » : zone salifère supérieure (Stampien inférieur, « Sannoisien »?)
— *Ptychogaster* sp.

POURGIEUX (Var) — Région 6 ; Fig. 53, point 1. Campanien supérieur. Fuvélien.
— *Polysternon provinciale* (Matheron, 1869).

POURGY (Marne) — Région 1 ; Fig. 50, point 18. Sparnacien.
— Voir AVENAY et MUTIGNY.

POURQUETTE = SAINTE-MARTHE (Dordogne) — Région 5 ; Fig. 54, point 19. Molasses de l'Agenais. Stampien.
— *Trionyx* sp.
— Un Emydidé et un Testudinidé indéterminés.

PUYLAURENS (Tarn) — Région 5 ; Fig. 54, point 20. Gravières. Stampien inférieur, « Sannoisien ».
— « *Testudo deuizoti* » Bergounioux, 1935, dans sa localité type.

QUARANTE (Hérault) — Région 5 ; Fig. 53, point 5. Grès à Reptiles. Maestrichtien supérieur (« Danien »). Voir GASTIGNO.
— Un Pélomédusidé indéterminé.
— Un Gryptodire indéterminé.

RABASTENS près VERTUS (Tarn) — Région 5 ; Fig. 54, point 33. Stampien « moyen ».
— *Trionyx* sp.

RÉGION PARISIENNE : Marnes supragypseuses blanches. Voir PANTIN.

RIANS (Var) — Région 6 ; Fig. 53, point 10. Sparnacien.
— *Neochelys arenarum*, n. sp., dans sa localité type.

RIEDISHEIM, RIXHEIM — Voir BRUNSTADT.

ROBIAC (Gard) — Région 5 ; Fig. 53, point 12. Bartonien s.s. supérieur.
— *Palaeochelys* sp.
— ? *Hadrianus* sp.

Source : MNHN, Paris

ROCHE (La), près BRIOUDE (Haute-Loire) — Région 4 ; Fig. 53, point 21. Oligocène.
— Un Géochéloninė indéterminé.

ROGNAC (Bouches-du-Rhône) — Région 6 ; Fig. 53, point 4. Maestrichtien supérieur = Rognacien.
— Un Cryptodire indéterminé (voir CASTIGNO).
— « *Aphodidemys* » *gaudryi* Matheron 1869 (non *Aphodidemys* Pomel, 1847), genre indéterminé, dans sa localité type.

ROMAINVILLE — Voir MONTMARTRE et PANTIN.

ROMIEU (La) (Gers) — Région 5 ; Fig. 54, point 61. Burdigalien supérieur.
— *Trionyx* sp.
— *Mauremys* ?
— Un Testudinidé indéterminé.

SANSAN (Gers) — Région 5 ; Fig. 54, point 65. Helvétien « moyen ».
— *Clemmydopsis turnauensis* (H. von Meyer, 1847 b).
— *Ptychogaster (Temnoclemmys)* cf. *batalleri* (Bergounioux, 1931 b).
— *Ptychogaster* « *sansaniensis* » (De Stefano, 1902 c), dans sa localité type.
— *Testudo canetotiana*, Lartet, 1851, groupe *antiqua* Bronn, 1831, dans sa localité type.
— *Chelydropsis sansaniensis*, Bergougnioux, 1935, groupe *nurchisoni* (Bell, 1832) dans sa localité type.

SAUGATS — Voir PONT-POURQUEY.

SAVIGNÉ-SUR-LATHAN — Voir FALUNS SAVIGNÉENS.

SIGARDENS (Tarn) — Région 5 ; Fig. 54, point 11. Bartonien s.s. supérieur.
— *Neochelys* « *mengaudi* » Bergounioux, 1935, groupe *eocenica* (De Stefano, 1902 c) ? Dans sa localité type.
— *Trionyx* sp.

SINDOU D (Lot) — Région 5 ; Fig. 54, points 73-74. Phosphorites du Quercy. Ludien supérieur.
— Un Testudinidé indéterminé.

SOUMAILLES (Lot-et-Garonne) — Région 5 ; Fig. 54, point 18. Molasse du Fronsadais. Stampien inférieur, « Sannoisien », âge de Ronzon.
— Un Géochéloninė indéterminé.

SOUYS (La) (Gironde) — Région 5 ; Fig. 54, point 46. Calcaire à Astéries. Stampien.
— *Trionyx* sp.

SUÈVRES (Loir-et-Cher) — Région 2 ; Fig. 51, point 14. Sables de l'Orléanais. Burdigalien « supérieur » (voir BAIGNEAUX).
— *Trionyx* sp.
— *Mauremys* cf. *pygolopha* (Peters, 1868).
— *Ptychogaster* sp.
— *Testudo mellingi* (Peters, 1868).
— *Ergilemys* sp.
— *Chelydropsis* sp.

SAINT-CAPRAISE-D'EYMET (Dordogne) — Région 5 ; Fig. 54, point 21. Eocène supérieur, Ludien.
— Un ou plusieurs Testudinidés et un Emydidé indéterminés.

SAINT-FONS (Rhône) — Région 4 ; Fig. 53, point 47. Helvétien supérieur.
— *Testudo* cf. *antiqua* Bronn, 1831.

SAINT-GÉRAND-LE-PUY (Allier) — Région 4 ; Fig. 53 ; point 40. Aquitanien et Stampien supérieur (anciennes collections).
— *Trionyx* sp.
— *Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847 b, dans sa localité type.
— *Testudo* sp., groupe *promarginata* Reinach, 1900.

Source : MNHN, Paris

— *Testudo promarginata* Reinach, 1900.
— *Ergilemys* sp.
— *Cheirogaster* sp.
— *Chelydropsis* sp. = « *meilheuratiae ?* » Pomel, 1846 (dans sa localité type)? = « *decheni* » (H. von Meyer, 1852)?

SAINT-GERMAIN-LEMBRON (Puy-de-Dôme) — Région 4; Fig. 53, point 23. Oligocène.
— *Palaeochelys* sp.
— (« *Testudo media* » Bravard, 1843; dans sa localité type).

SAINT-GERMAIN-EN-LAYE (Yvelines) — Région 1; Fig. 50, point 29. Lutétien supérieur.
— *Erymnochelys* « *eremberti* » Taugourdeau, 1965 (à paraître).

SAINT-HUBERT (Tarn-et-Garonne) — Région 5; Fig. 54, point 47. Stampien moyen.
— Un Testudinidé indéterminé (*Ergilemys* sp.?)

SAINT-PAPOUL (Aude) — Région 5; Fig. 54, point 3. Bartonien inférieur, grande carrière des Tuileries du Lauraguais. Grès.
— Un Pélomédusidé indéterminé.

SAINT-SULPICE-DE-GUILLERAGUE (Gironde) — Région 5; Fig. 54, point 24. Oligocène.
— *Trionyx* sp.

SAINT-THOMAS (Lot-et-Garonne) — Région 5; Fig. 54, point 30. Stampien supérieur (âge de La MILLOQUE).
— Un Testudinidé indéterminé (*Ergilemys?*)
— *Trionyx* sp.

SAINT-VIVIEN-DE-MONSÉGUR (Gironde) — Région 5; Fig. 54, point 26. Calcaires à Astéries. Stampien.
— *Trionyx* sp.
— Un Chélonien indéterminé (*incertae subordinis*).

THENAY (Loir-et-Cher) — Région 2; Fig. 51, point 18. Faluns pontiléviens, voir PONTLEVOY. Helvétien inférieur.
— *Trionyx* sp.
— *Mauremys* sp.
— *Ptychogaster* sp.
— *Testudo* sp., groupe *antiqua* Bronn, 1831.
— *Ergilemys* sp.
— *Chelydropsis* sp.

TRÉTEAU (Allier) — Région 4; Fig. 53, point 37. Aquitanien. Région de SAINT-GÉRAND-LE-PUY.
— *Trionyx* sp.
— *Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847 b.
— Un Testudinidé indéterminé.

VALDONNE (Région de) — Voir FUVEAU.

VEAUCHE ou VAUCHE (Loire) — Région 4; Fig. 53, point 20. Oligocène.
— *Cheirogaster* sp.

VENDARGUES (Hérault) — Région 5; Fig. 53, à Montpellier, point 56. Molasse marine grise, Pliocène.
— *Psephophorus pseudostracion* (Gervais, 1849).

VENERQUE — Voir GRÉPIAC.

VERNET et ABREST (Allier) — Région 4; Fig. 53, points 42 et 43. Stampien supérieur?
— *Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847 b.
— Un Géochélonidé indéterminé.
— *Chelydropsis* sp., groupe *sanctihenrici* n. sp.

Source : MNHN, Paris

VIEUX-COLLONGES = MONT-CEINDRE (Rhône) — Région 4 ; Fig. 53, point 46. Helvétien inférieur.
— Un Emydidé indéterminé (? *Ptychogaster* sp.).
— *Testudo* sp.

VILLEBRAMAR (Lot-et-Garonne) — Région 5 ; Fig. 54, point 27. Stampien inférieur.
— ? *Ergilemys* sp.

VILLEJUIF — Voir MONTMARTRE.

VIVARIE (La) (Tarn) — Région 5 ; Fig. 54, point 13. Bartonien s. s. supérieur du Castrais (voir CASTRES).
— *Allaeochelys parayrei* Noulet, 1867, dans sa localité type.

VOLX (Alpes-de-Haute-Provence) — Région 6 ; Fig. 53, point 35. Lignites de BOIS d'ASSOT. Stampien supérieur ?
— *Trionyx* sp.
— *Palaeochelys* « *lachati* » (Sauvage, 1873).

YVILLERS (Oise) — Région 1 ; Fig. 50, point 35. « Sannoisien », Stampien inférieur.
— *Palaeochelys* sp.

Source : MNHN, Paris

# ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Classe REPTILIA

Ordre TESTUDINES[1]

SECTION I

## Sous-Ordre PLEURODIRA Cope, 1868[1]

# INTRODUCTION

Des définitions du sous-Ordre ont été données par Romer (1933) et Gaffney (1972a, 1975a[1]). Deux familles de Pleurodires existent encore actuellement : les Chelidae et les Pelomedusidae. Les caractères communs à ces deux groupes sont :

1 — crâne à processus trochléaires ptérygoïdiens enroulés vers le haut ;
2 — mandibule à *area articularis* convexe ;
3 — cou se rétractant latéralement : vertèbres cervicales à condyles centraux en forme de selle et postzygapophyses fusionnées ou très proches ;
4 — bassin lié par suture à la carapace : ilion lié aux pleurales 7 et 8, pubis et ischion liés au xiphiplastron ;
5 — série neurale séparée de la suprapygale ;
6 — douze écailles Marginales n'empiétant pas sur les pleurales et la suprapygale ;
7 — treize écailles Plastrales dont une Intergulaire.

Le caractère 4, bassin fixé à la carapace par suture, est déterminant pour les Pleurodires, étant constant et propre à ce groupe. De par sa présence, les Proterochersidae (*Proterochersis*) et Platychelyidae (*Platychelys*), respectivement du Trias supérieur et du Jurassique supérieur d'Allemagne, sont également considérés comme Pleurodires.

Les Chelidae, qui sont restés plus primitifs que les Pelomedusidae par de nombreux points et qui sont plus proches de *Platychelys*, ne sont pas connus en dehors de l'Amérique du Sud, l'Australie et la Nouvelle-Guinée.

En revanche, les Pelomedusidae ont eu une répartition plus vaste : Afrique, Inde, Europe et les deux Amériques. Mais parmi cette famille certaines formes, trouvées dans un environnement marin — côtier, semblent constituer un groupe à part des autres Pelomedusidae, et pour lequel il faudra peut-être rétablir la famille des Bothremydidae : ce ne sera possible que lorsque l'on connaîtra, pour chaque

1. Tout récemment, Gaffney (1975 a) a redéfini les sous-Ordres de l'Ordre des Testudines : Pleurodira et Cryptodira deviennent deux infra-Ordres des Casichelydia, nouveau sous-Ordre à côté du sous-Ordre des Proganochelydia. Je n'ai pas encore pris position sur cette classification.

Source : MNHN, Paris

genre du groupe, à la fois le crâne et la carapace. Je donne ci-dessous les caractères de la famille des Pelomedusidae, d'après la diagnose de Romer (1955, tirée de Williams 1950a), indiquant quelques-uns des caractères particuliers aux formes qui pourraient constituer le groupe distinct : *Bothremys*, *Nigeremys* et probablement *Taphrosphys*[1].

## Famille PELOMEDUSIDAE Cope, 1868

Synonymie essentielle : Bothremydidae Baur, 1891
Eusarkiidae Bergounioux, 1952
Polysternidae Bergounioux, 1954

### I – CARACTÈRES

Crâne plus ou moins échancré à l'arrière, sans contact pariétal-squamosal sauf une exception pour un crâne non échancré ; échancrure latérale nulle à forte, ne rejoignant jamais (à la différence des Chelidae) l'échancrure postérieure, le quadratojugal étant présent et parfois très longuement développé au-dessus et en avant du carré et en contact avec le pariétal. Pas de nasaux contrairement aux Chelidae ; préfrontaux bien développés et longuement en contact ; jugal parfois en contact avec le pariétal ; prémaxillaires non fusionnés ; maxillaires éventuellement jointifs, peu ou longuement, ventralement en arrière des prémaxillaires ; vomer en général réduit ou absent, bien développé chez *Nigeremys* et *Bothremys* ; palatins en contact, formant éventuellement un septum choanal ; débouché externe du canal carotidien élargi en entonnoir ou non ; carré clos derrière le stapes, en même temps clos derrière la trompe d'Eustache sauf chez *Nigeremys* et *Bothremys* où, d'autre part, le condyle occipital est antérieur aux condyles articulaires du carré. Processus trochléaires ptérygoïdiens obliques ou transversaux, en général plus développés vers l'extérieur que chez les Chelidae.

Mandibule moins fine que chez les Chelidae typiques, la partie symphysaire pouvant même s'étendre postérieurement au-delà du processus coronoïde dans le cas de formes à palais secondaire. Dentaires fusionnés, s'étendant loin vers la région articulaire, entre l'angulaire et le surangulaire, lequel est bien développé ; pas de splénial. Deuxième vertèbre cervicale biconvexe, les suivantes procoeles ; condyles des centrums en forme de selle.

Formule phalangienne de base : 2, 3, 3, 3, 3.

Carapace : pas d'écaille Cervicale contrairement aux Chelidae ; en général six à huit neurales réduites ou non, la première éventuellement séparée de la nuchale ; parfois, réduction extrême en face dorsale ; plastron à mésoplastrons toujours présents contrairement aux Chelidae, petits et latéraux sauf chez un genre (*Pelusios*), où ils se rejoignent sur la ligne médiane.

### II – RÉPARTITION ET GENRES

De l'Aptien d'Afrique (Niger) à l'époque actuelle (Amérique du Sud, Afrique, Madagascar).

Genres : *Apodichelys* Price, 1954, Crétacé supérieur (Turonien), Brésil : moulage de carapace. *Bothremys* Leidy, 1865, Coniacien-Maestrichtien supérieur, USA : carapaces, crânes partiels, mandibule. ? *Carteremys* Williams, 1953, Éocène inférieur, Inde : une carapace incomplète, crâne partiel, mandibule. *Nigeremys* nov. gen., Maestrichtien, Niger : un crâne ; l'espèce type est *Potamochelys gigantes*,

1. Voir la récente publication de Gaffney (1975 b), postérieure à la rédaction de ce mémoire, dans laquelle *Taphrosphys* est placé dans les Bothremydinae.

Source : MNHN, Paris

Bergounioux et Crouzel, 1968 ; *Nigeremys* (de Niger, pays d'Afrique où le crâne fut trouvé et Εμύς, tortue d'eau douce) est un nouveau nom de genre proposé à la place de *Potamochelys* préemplové par Fitzinger 1843 et synonyme de *Trionyx* Geoffroy Saint-Hilaire, 1809 ; la redéfinition du genre et de l'espèce est donnée dans une autre publication (sous presse). *Dacquemys* Williams, 1954, Oligocène inférieur, Afrique (Égypte) : un crâne. *Elochelys* Nopcsa, 1931, Crétacé supérieur (Fuvélien), France : carapaces. *Erymnochelys* Baur, 1888, Lutétien, France : carapace partielle, crâne et mandibule ; Tertiaire, Égypte, Kenya : carapaces ; Actuel à Madagascar. *Neochelys* Bergounioux, 1954, Sparnacien à Oligocène inférieur d'Europe : carapaces, et crâne et mandibule d'une espèce. ? *Palaeaspis* Cray, 1870, Yprésien, Angleterre : carapaces partielles. *Pelomedusa* Wagler, 1830, Actuel, Afrique-Madagascar. *Peltocephalus* Duméril et Bibron, 1835, Actuel, Amérique du Sud. *Pelusios* Wagler, 1830, Miocène : carapaces en Afrique ; Actuel, Afrique-Madagascar. *Platycheloides* Haughton, 1928, Afrique : Crétacé, Malawi (ex. Nyasaland) et Aptien Niger : carapaces. *Podocnemis* Wagler, 1830, Crétacé supérieur, Amérique du Sud : carapaces ; Tertiaire, Pérou : crâne ; Actuel, Amérique du Sud. *Polysternon* Portis, 1882, Crétacé supérieur (Fuvélien), France : carapaces. *Rosasia* Carrington da Costa, 1940, Maestrichtien, Portugal : carapaces. *Roxochelys* Price, 1953, Crétacé supérieur, Brésil : carapace partielle. *Schwoeboemys* Swinton, 1939, Éocène, Égypte : carapaces, crâne ? Miocène et Pleistocène, Inde : crânes. *Stereogenys* Andrews, 1901, Éocène supérieur — Oligocène inférieur, Égypte : crânes, mandibule, carapaces. *Taphrosphys* Cope, 1869, Campanien — Maestrichtien supérieur, USA : carapaces fragment de crâne ; Paléocène du Zaïre, Montien de France, Yprésien d'Afrique du Nord (*Gafsachelys* De Stefano, 1903, *sensu* Moody, 1972, *Eusarkia* Bergounioux, 1952 et *Crassachelys* Moody, 1972), Lutétien d'Italie, Éocène du Pérou : carapaces.

À cette liste il faut adjoindre :

1) des espèces *incertae generis* telles : ? *Roxochelys vilavilensis*, de Broin, 1971, Sénonien de Bolivie, et ? *Roxochelys elegans* (Suarez, 1969) Crétacé supérieur du Brésil : carapaces et restes de crânes ; « *Podocnemis* » *somaliensis* C. A. Walker, 1966, Éocène de Somalie : carapace, peut-être du genre *Schwoeboemys* ; bon nombre d'espèces insuffisamment fondées, provenant d'Amérique, d'Afrique, de Malte, d'Inde et d'Europe, rapportées au genre « *Podocnemis* » s.l. provisoirement ; seules certaines de celles provenant d'Amérique du Sud pourraient appartenir à ce genre.

2) *Duerochelys arribasi* Jimenez, 1975, Ludien d'Espagne : fragments de carapaces ; le genre est apparenté à, ou synonyme de *Neochelys*.

Romer (1955, 1966) mentionnait un certain nombre d'autres genres :

— *Amblypeza* Hay, 1908, Crétacé supérieur des USA, fragments de divers Chéloniens dont un reste de xiphiplastron récemment rapporté à *Taphrosphys* par Gaffney (1975b).

— *Anthracochelys* et *Cyclochelys* Bergounioux, 1953, de l'Oligocène d'Italie : figurant sur une liste sans description ni diagnose, ils ont tous deux été remplacés par leur auteur, en 1954, par le nom nouveau de *Paralichelys*, nom qui tombe en synonymie avec *Palaeochelys* H. von Meyer 1847 : il s'agit d'un Emydidé et non d'un Pélomédusidé.

— *Bantuchelys* Dollo, 1925 du Paléocène du Zaïre (ex Congo) est composé de restes d'un Chélonidé et d'un Pélomédusidé, lequel fut attribué par Wood (1973) à *Taphrosphys*.

— *Dacochelys* Lydekker, 1889, de l'Éocène inférieur du London Clay : l'auteur fonde le genre sur une mandibule et choisit comme espèce type *Emys delabechei* Owen et Bell, 1849, elle-même fondée sur une carapace ! d'après la figure originale, celle-ci appartenait à un Pélomédusidé, peut-être *Palaeaspis* selon Williams (1954d) : elle a été détruite ; en revanche, d'après la figure de Lydekker, je puis assurer que la mandibule de *Dacochelys* n'appartenait pas à un Pélomédusidé.

— *Euclastochelys* Bergounioux, 1956 de l'Yprésien de Tunisie (Cafsa) est synonyme de *Taphrosphys* Cope, 1869.

— *Eustatochelys*, Paléocène d'Afrique du Nord m'est inconnu.

— ? *Naiadochelys* Hay, 1908, fragments indéterminables de Pleurodires du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord et du Sud : les espèces *major* et *patagonica* Staesche, 1929, de Patagonie, pourraient être selon moi, des restes d'un ancien Chélidé.

Source : MNHN, Paris

— *Platyarkia* Bergounioux, 1953, de l'Eocène d'Italie, figure sans diagnose ni description sur la liste citée plus haut et fut remplacé par son auteur, en 1954, par le nouveau nom de genre *Neochelys* ; c'est bien un Pélomédusidé et le genre est valable.

## III — DIVISIONS DE LA FAMILLE

Voici quelques étapes de l'évolution du contenu de la famille :

— Cope 1868, a : Pelomedusidae = *Pelomedusa*.

Sternothaeridae = *Sternothaerus*.

*Sternothaerus* Bell, 1825 a été créé sur un Cryptodire kinosternidé et le Pélomédusidé confondu avec lui sous le même nom est *Pelusios* Wagler, 1830.

— Cope 1868, b : crée les Pleurodira avec trois familles :

Pelomedusidae : *Pelomedusa*.
Sternothaeridae : *Sternothaerus*.
Podocnemididae : *Podocnemis*.

— Baur 1888 (juin) : Sternothaeridae : *Sternothaerus*.

Pelomedusidae (= Pelomedusidae + Podocnemididae de Cope 1868) : *Podocnemis*, *Pelomedusa*, *Peltocephalus*, *Taphrosphys*. Il y ajoute *Erymnochelys* nouveau nom pour *Dumerilia* Crandidier, 1867, préemployé : *Erymnochelys* est souvent rassemblé avec *Peltocephalus* et *Podocnemis* sous ce dernier nom.

— Baur 1888 (octobre) sépare les genres fossiles et actuels ; pour ces derniers : Sternothaeridae : *Sternothaerus*, *Pelomedusa*.

Podocnemididae : *Podocnemis*, *Erymnochelys* et *Peltocephalus*, soit l'actuel *Podocnemis* au sens large.

Un des caractères de cette famille est la présence, chez les trois genres, d'un canal carotidien élargi débouchant à l'extérieur dans une fosse en entonnoir, par opposition aux Sternothaeridae où le canal reste étroit et l'arrière-palais plat.

— Baur 1891 : crée la famille Bothremydidae pour les genres fossiles : *Bothremys* et *Taphrosphys*.

— Hay 1908 : adjoint aux Bothremydidae les genres nouveaux *Amblypeza* et *Naiadochelys*.

— Zangerl 1948 : Pelusiinae : *Pelusios* (ex *Sternothaerus*).

Pelomedusinae : tous les autres genres, fossiles et actuels.

Je n'accepte pas cette dernière subdivision à cause des étroites ressemblances entre *Pelomedusa* et *Pelusios*, lesquels s'opposent à *Podocnemis* s. l.

— Bergounioux 1952 : crée les Eusarkiidae pour les formes de Gafsa, Tunisie : *Eusarkia* et *Gafsachelys*.

1954 : crée les Polysternidae pour *Polysternum* (= *Polysternon*) avec une conception confuse du genre, et *Neochelys*.

Les conceptions de Baur (oct. 1888, 1891) sont les plus satisfaisantes. Mais la place de plusieurs genres fossiles n'est pas encore définie. Ainsi, séparer les formes d'après l'absence ou la présence d'un canal carotidien élargi implique que l'on place *Schwoeboemys* et *Stereogenys* avec *Podocnemis*, les séparant de *Pelusios* et *Pelomedusa*, ce qui n'est pas satisfaisant pour les caractères de la carapace, ainsi qu'on le verra par la suite. Cela implique également que l'on sépare *Bothremys* (à canal carotidien non élargi) et *Nigeremys* (crâne seul connu, à canal carotidien partiellement élargi) qui sont tous deux très différents des autres par la position avancée de leur condyle occipital, par la séparation des canaux de la trompe d'Eustache et de la columelle et par l'importance du vomer. Si la carapace de *Nigeremys* était connue, peut-être pourrait-on trouver d'autres correspondances entre ces deux genres et adjoindre le second aux Bothremydidae de Baur 1891.

Source : MNHN, Paris

On reverra par la suite tous ces problèmes, abordés dès maintenant afin d'expliquer que, dans le texte suivant, la seule famille des Pelomedusidae est reconnue et la division de *Podocnemis* s.l. en trois taxons, *Podocnemis*, *Peltocephalus* et *Erymnochelys* est admise.

## IV – PÉLOMÉDUSIDÉS DE FRANCE

Genres et répartition :

Secondaire : Crétacé supérieur (Fuvélien) de Provence : *Elochelys*, *Polysternon*.

Tertiaire : Montien, Bassin Parisien : *Taphrosphys*.
Sparnacien-Bartonien, du Nord au Sud : *Neochelys*.
Lutétien du Bassin Parisien : *Erymnochelys*.
Dernier représentant, genre indéterminé, Stampien du Languedoc :
? *Neochelys montolivensis*.

Avant d'aborder les formes du Tertiaire, je reprendrai brièvement l'étude de celles du Secondaire, ce qui pourrait éclairer l'histoire de la famille en France.

Source : MNHN, Paris

# ÉTUDE DES PÉLOMÉDUSIDÉS DE FRANCE

*PREMIÈRE PARTIE*

## PÉLOMÉDUSIDÉS DU CRÉTACÉ SUPÉRIEUR

## INTRODUCTION

**1. — Campanien supérieur :**

Le plus ancien Pélomédusidé connu en France provient du Valdofuvélien du Bassin de Fuveau, et très probablement du Fuvélien. Il fut décrit brièvement par Matheron (1869) qui ne sut pas déterminer la famille et l'appela? *Pleurosternon provinciale* par rapprochement avec le Cryptodire *Pleurosternon* d'Angleterre. Ensuite, Portis (1882) décrivit un nouvel échantillon de même provenance et créa le nom de genre de « *Polysternon* ou *Polysternum* » (sic) pour cette espèce qu'il plaça dans la famille des « Chélydes », ce qui sous-entend déjà son appartenance au s. O. des Pleurodires. Puis Nopcsa (1931) distingua, sur de nouveaux échantillons du Bassin de Fuveau, trois formes différentes qu'il plaça dans les Pleurodires : deux espèces nouvelles d'un genre nouveau, *Elochelys perfecta* et *E. major* qu'il attribua à la famille des Bothremydidae de Baur (1891 *sensu* Hay 1908) et *Polysternum provinciale* pour laquelle il hésita entre les Chelyidae (sic) (opinion de Portis) et les Bothremyidae (sic).

L'examen des pièces étudiées par Matheron, Portis et Nopcsa m'amène à reconnaître dans le Bassin de Fuveau deux formes seulement : *Elochelys perfecta* Nopcsa, 1931 et *Polysternon provinciale* (Matheron, 1869). Toutefois, elles ne sont qu'imparfaitement définies, étant donné la pauvreté des restes et l'absence de crâne.

Récemment, un autre gisement fuvélien, Pourcieux (Var), étudié par Popoff, a fourni quelques restes de tortues dont certains sont attribuables à *Polysternon.*

**2. — Maestrichtien supérieur (« Danien ») de Provence — Languedoc :**

Il a également fourni, en diverses localités, des restes de Pelomedusidae, malheureusement indéterminables.

Source : MNHN, Paris

# ÉTUDE PALÉONTOLOGIQUE

## 1 — *ELOCHELYS PERFECTA* Nopcsa, 1931

Genre *Elochelys* Nopcsa, 1931,

espèce-type *E. perfecta* Nopcsa, 1931.

DIAGNOSE :

Petite carapace dorsale (20-25 cm de longueur médiane) ovale, presque ronde, aplatie, à bord antérieur arrondi et étroit ; décoration très accusée que je qualifie de pélomédusidienne : fins sillons discontinus, dichotorisés et plus ou moins anastomosés mais ne formant pas un réseau complet de polygones plus ou moins allongés et en relief, par opposition à *Taphrosphys*. Pas de suprapygale.

Plastron large et court, arrondi. Lobe antérieur court et large, plus ou moins trapézoïdal, plus large et nettement plus court que le lobe postérieur. *Entoplastron prolongé postérieurement jusqu'à la transversale du fond des encoches axillaires, plus long ou juste aussi long que la distance entoplastron-sillon pectoroabdominal, lequel est éloigné de la suture hyohypoplastrale.* Mésoplastrons latéraux, non situés exclusivement sur les ponts, lesquels sont relativement étroits et peu décollés du plastron. Lobe postérieur à bords latéraux arrondis et petite encoche anale plus longue que large, à bords légèrement incurvés. Grande Intergulaire, plus large que les Gulaires, joignant les Pectorales sur l'entoplastron. Sillons huméropectoraux antérieurs aux sutures épihyoplastrales sauf aux bords, latéralement, où ils les coupent. Gulaires petites ne mordant pas sur l'entoplastron. Sillons pectoroabdominaux notablement antérieurs aux sutures hyohypoplastrales et aux mésoplastrons qu'ils joignent en se courbant latéralement vers l'arrière.

En attendant des précisions, notamment sur les insertions du bassin, la diagnose de l'espèce est confondue avec celle du genre, considéré comme valable actuellement.

*Matériel :*

Holotype. MHNM, coll. Lecomte de Gérin-Ricard, *Elochelys perfecta* Nopcsa, 1931, « Valdonne » (B. du R.). Carapace dorsale avec plastron (sans numéro).

Paratype. MHNM, coll. Ph. Matheron, même gisement. Demi-carapace antérieure (sans numéro).

*Localité et horizon stratigraphique.* Bassin de Fuveau-Valdonne ; Crétacé supérieur, Campanien, très probablement supérieur (Fuvélien). Région 6, Fig. 49 et point 2, Fig. 53.

*Remarque.* Les deux spécimens, dont les étiquettes portent l'indication « Damien, Valdonne, B du R. », ont une texture et une gangue de calcaire fin à cassure conchoïdale semblables à celles du *Polysternum provinciale* de Nopcsa et à l'un des spécimens de « ? *Plenrosternon provinciale* » de Matheron (défini plus bas comme lectotype de *Polysternon provinciale*). Or Matheron indiquait que ce dernier provenait du lignite de la Grande Mène. En fait la gangue n'est pas ligniteuse mais calco-marneuse et l'on peut considérer que ces fossiles proviennent du banc à lignites (à passées ligniteuses) décrit par Matheron à la base du Fuvélien.

Source : MNHN, Paris

DESCRIPTION :

L'holotype a été bien figuré et décrit par Nopcsa 1931, pl. XII. L'observation de la pièce confirme les tracés des sillons et des sutures donnés. Le paratype, lui, est conforme dans la partie conservée, à quelques détails près signalés plus bas. Outre les caractères de la diagnose on observe les caractères suivants :

- dimensions modérées : longueur médiane et largeur maximum de la carapace dorsale : 22 et 19 cm environ ;
- bord antérieur arrondi et étroit comportant principalement la nuchale, relativement étroite antérieurement ;
- Marginales 1 plus larges que longues mais empiétant largement sur la nuchale : sillon postérieur des Marginales 1 coupant les sutures nuchale-périphériques 1 entre la moitié et le tiers postérieur de celle-ci ;
- sept neurales ;
- Vertébrale 1 plus étroite que les autres, frôlant à droite le coin postérolatéral de la nuchale, pour parvenir à la Marginale 2 très près de la Marginale 1 ; Vertébrale 2 plus grande que toutes les autres ;
- Vertébrales 1 et 5, Costales 1 à 4 empiétant largement sur les périphériques ;
- plastron : lobe antérieur court et large, à bord arrondi mais presque trapézoïdal, un peu plus large aux encoches axillaires que le lobe postérieur aux encoches inguinales ; mésoplastrons placés latéralement mais en partie médialement par rapport à la ligne qui joint ces encoches ;
- écailles : Intergulaire heptagonale ; sa pointe postérieure, en contact avec les Pectorales, forme avec elles un V très large qui empiète sur la moitié postérieure de l'entoplastron, postérieurement aux sutures épihyoplastrales. Celles-ci sont coupées latéralement par les sillons huméropectoraux, lesquels leur sont antérieurs dans leur majeure partie médiale et postérieurs seulement aux deux bords.

Sur le paratype, l'entoplastron est moins large et plus long antérieurement à la suture épihyoplastrale que chez l'holotype ; le V de l'Intergulaire reste antérieur à cette suture et il est plus étroit, l'Intergulaire étant également plus étroite antérieurement.

En outre, la distance entoplastron-sillon pectoroabdominal est nettement inférieure (et non égale) à la longueur de l'entoplastron. Le contour antérieur du lobe antérieur est plus trapézoïdal.

COMPARAISON :

Le genre *Elochelys* ne peut être nettement caractérisé du fait de l'absence de crâne, notamment, et de la méconnaissance des formes d'attache du bassin à la carapace. L'espèce *major* en a été extraite pour être considérée comme synonyme de l'espèce *provinciale* du même gisement, étudiée ci-après, de sorte que l'espèce *perfecta* reste la seule du genre. À la fin du chapitre sur les Pelomedusidae on discutera des relations possibles de ce genre avec les autres. Dès à présent on peut noter que :

1) certaines dispositions, comme celles des écailles du lobe plastral antérieur dont l'Intergulaire, amènent une comparaison avec le genre *Taphrosphys*. Ce dernier est unique entre tous par la forme des attaches ischiatiques et pubiennes ; comme on ne connaît pas celles d'*Elochelys perfecta*, on en est réduit à comparer les autres caractères : chez *Elochelys*, la position antérieure des sillons huméropectoraux et pectoroabdominaux, et la position moins latérale des mésoplastrons sont, parmi d'autres, incompatibles avec les dispositions correspondantes chez le genre *Taphrosphys* ;

2) d'autre part, on verra que des relations ont peut-être existé entre *Elochelys* et *Neochelys* (forme de l'Intergulaire et position des sillons huméropectoraux) ainsi qu'entre ces deux genres et *Polysternon* (forme du lobe postérieur, proportions de l'entoplastron). On peut se demander si *Neochelys* n'a pas hérité d'un ancêtre commun aux trois genres, certains caractères n'apparaissant pas

Source : MNHN, Paris

tous en même temps chez les deux autres. On verra par la suite que je suppose qu'une branche « érymnochélydienne » (d'*Erymnochelys*, actuel *Podocnemis* s.l. de Madagascar) s'est développée en Afrique saharienne au Crétacé (F. de Broin et al., 1974, Faune d'In Beceten, Sénonien) et que *Neochelys* appartient à cette branche ; elle pourrait également avoir été à l'origine, auparavant, d'*Elochelys* et peut-être de *Polysternon*.

## 2 — *POLYSTERNON PROVINCIALE* (Matheron, 1869)

Genre *Polysternon* Portis, 1882

Espèce-type : ? *Pleurosternon provinciale* Matheron, 1869

Synonymie : *Polysternon* (= *Polysternum*) *provinciale in* Portis, 1882
*Polysternum provinciale* (Matheron, 1869) *in* Nopcsa, 1931
*Elochelys major* Nopcsa, 1931

DIAGNOSE :

Grande carapace ovale (45-50 cm de longueur médiane) surbaissée. Petite encoche nuchale. Décoration pélomédusidienne de fins sillons vasculaires plus ou moins dichotomisés et interrompus. Présence de sillons plus profonds et plus larges que les précédents, sinueux, longitudinaux et continus, disposés sous les écailles de la carapace et divergeant de l'arrière vers l'avant de chaque écaille, cette décoration particulièrement imprimée sous les Costales et Vertébrales.

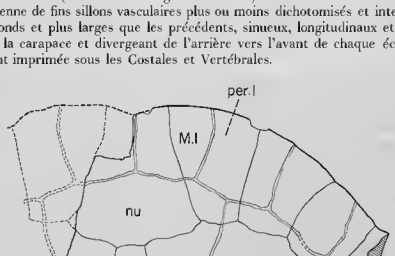



FIG. 1. — *Polysternon provinciale* ; Lignite de la Grande Mène, Bassin de Fuveau, Crétacé supérieur ; MHNM, coll. Matheron, lectotype, × 2/3. Fragment antérieur de carapace dorsale, face dorsale.
*M. l*, Marginale ; *n. l*, neurale 1 ; *nu*, nuchale ; *per l*, périphérique 1.

Plastron allongé. Lobe antérieur à bord antérieur arrondi, relativement long et étroit, aussi large aux encoches axillaires que le lobe postérieur aux encoches inguinales, un peu plus court que ce dernier. *Grand entoplastron, deux fois plus long que la distance entoplastron-sillon pectoroabdominal, parvenant*

Source : MNHN, Paris

*postérieurement jusqu'à une transversale joignant les encoches axillaires.* Mésoplastrons latéraux mais non exclusivement situés sur les ponts. Lobe postérieur à bords latéraux arrondis et encoche anale petite, plus large que longue, semi-ovale (presque semi-circulaire). Intergulaire mordant à peine sur l'entoplastron, séparant à peine, à l'arrière, les Gulaires longues, plus étroite que chacune d'elles, nettement éloignée des sillons huméropectoraux. Ceux-ci restent postérieurs aux sutures épihyoplastrales ou ne les dépassent pas antérieurement. Gulaires parvenant jusqu'aux sutures épientoplastrales, apparemment séparées antérieurement pour former deux petites Gulaires supplémentaires. Sillons pectoroabdominaux notablement antérieurs aux sutures hyohypoplastrales, y compris médialement.

En attendant de nouvelles découvertes, les diagnoses du genre et de l'espèce sont confondues.

*Matériel :*

Lectotype. MHNM, coll. Matheron, seul spécimen restant des deux décrits par Matheron (1869, p. 17) pour l'espèce *provinciale* : petite portion antérieure de carapace dorsale, comportant la nuchale, la neurale 1, la pleurale 1 et trois périphériques antérieures : Fig. 2 et Pl. I fig. 3a et b.

Autre matériel. 1) Holotype de *Elochelys major* Nopcsa, 1931 : carapace avec plastron : Fig. 1 et Pl.1 fig. 1.

2) Spécimen de *Polysternum provinciale, in* Nopcsa 1931 : plastron en face dorsale : Pl.1 fig. 2.

Matériel non observé. *Polysternum provinciale in* Portis 1882 : portion de carapace dorsale et de plastron.

*Localité et horizon stratigraphique.* Bassin de Fuveau-Valdonne. Crétacé supérieur, Campanien, probablement supérieur (Fuvélien). Région 6, Fig. 49 et point 2, Fig. 53.

DESCRIPTION :

— *Le lectotype.* Sur la nuchale (longue et relativement étroite) et les trois périphériques antérieures droites, les Marginales empiètent longuement : la Marginale 1 recouvre d'avant en arrière plus de la moitié des bords latéraux de la nuchale, légèrement encochée antérieurement. Décoration décrite par Matheron comme caractéristique de son ? *Pleurosternon provinciale* (voir Pl. I, fig. 3b) « ... très petites rugosités longitudinales à peu près obsolètes » sur la surface externe « ni granuleuse ni vermiculée... » Ici, cette décoration est visible sous les Vertébrales et Costales, mais pas sous les Marginales où se trouve seulement la décoration pélomédusidienne.

*Spécimens de Portis* (1882, Pl. XXVIII) et de Nopcsa. Même décoration, bien représentée sur la figure de Portis ; mais visible seulement sur le bord libre du plastron (presque entièrement inclus ventralement dans la gangue), sur le spécimen décrit comme *Pleurosternum provinciale* par Nopcsa ; le spécimen de « *Elochelys major* », conservé dans le lignite et non dans le calcaire compact, a été déformé et comprimé et la décoration est très altérée ; c'est pourquoi elle est peu apparente et a amené Nopcsa à distinguer spécifiquement ce spécimen ; mais il n'y a pas d'autre différence morphologique entre les quatre spécimens placés ici dans l'espèce *provinciale*.

Carapace dorsale : Nuchale d' « *Elochelys major* » avec une petite encoche antérieure, conforme à celle du lectotype et même degré d'empiètement des Marginales. Sept neurales chez « *E. major* » et le spécimen de Portis. Chez tous deux, une suprapygale : Nopcsa ne l'a pas vue sur son spécimen déformé, comprimé, fracturé, tordu latéralement, de sorte que cette plaque est inclinée et cachée partiellement par les pleurales 8 (voir Fig. 2a) ; c'est pourquoi il a rapproché l'espèce « *major* » d'*E. perfecta* où la suprapygale est réellement absente.

Vertébrale 1 plus large que la seconde sur « *E. major* », comme sur le lectotype et contrairement à *E. perfecta*.

Grandes dimensions d' « *E. major* », du spécimen de Portis et du spécimen de *Polysternum provinciale* de Nopcsa (45-50 cm de longueur médiane) conformément à la dimension qu'atteignait le lectotype et contrairement à la petite *E. perfecta*.

Plastron : les trois fragments conservés (*P. provinciale* et *E. major* de Nopcsa, *P. provinciale* de Portis) ont en commun :

Source : MNHN, Paris

– la forme allongée et à bords latéraux arrondis du lobe postérieur, avec une encoche anale relativement petite en demi-cercle (relativement plus large et à bords moins incurvés chez *E. perfecta*) ;
– la forme ovale allongée des insertions pubiennes ou des sections de pubis (inconnues chez *E. perfecta*) ;
– l'emplacement de l'insertion ischiatique, en avant de l'encoche anale (mais en partie latéralement par rapport à celle-ci).

Il convient d'expliquer pourquoi, comme ici, les insertions du bassin n'ont pas toujours la même forme chez les spécimens d'une même espèce : la partie ventrale de l'ischion comporte deux parties : une partie latéro-postérieure longitudinale d'où part, en avant et médialement, une partie transversale un peu oblique. Sur les deux spécimens dont on n'a que les moulages du plastron, la partie médiotransversale, libre en fait par rapport au plastron, a été sectionnée au-dessus du plastron et se trouve conservée en plus de l'autre partie liée au plastron. Tandis que sur l'échantillon de *P. provinciale* de Nopcsa le plastron est conservé lui-même et seule la partie liée à l'os est conservée, c'est-à-dire la partie latéro-postérieure ovale et large ; il n'y a qu'une légère crête à l'emplacement où venait se poser, librement, l'autre portion absente de l'ischion. Donc, suivant la hauteur où la section se produit on n'aura pas la même forme d'insertion ischiatique ou pubienne.

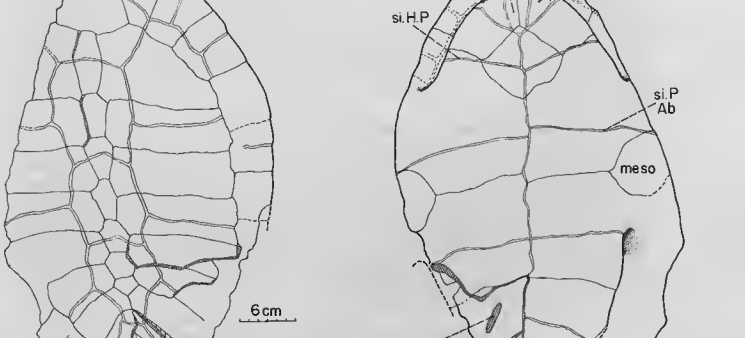



FIG. 2. — *Polysternon provinciale* (Matheron, 1869) ; « Valdonne », Bassin de Fuveau, Crétacé supérieur ; MHNM, holotype d' « *Elochelys major* » Nopcsa, × 1/5. Carapace dorsale et plastron. a, b. — Faces dorsale et ventrale.
*enc. an*, encoche anale ; *G. 1*, *G. 2*, Culaires ; *lg*, Intergulaire ; *i. isch*, insertion de l'ischion sur le plastron (moulage) ; *i. pub*, insertion du pubis sur le plastron (moulage) ; *meso*, mésoplastron ; *nu*, nuchale ; *per. 1*, périphérique 1 ; *pl. 8*, pleurale 8 ; *si. H. p*, sillon Huméro-pectoral ; *si. P. ab*, sillon Pectoro-abdominal ; *spy*, suprapygale.

Lobe antérieur : on dispose seulement du spécimen d' « *E. major* » pour établir la diagnose de l'espèce, relativement à cette partie de carapace. C'est pourquoi un doute subsiste quant à l'identité spécifique de tous les spécimens avec le lectotype.

Source : MNHN, Paris

Les Gulaires sont longues, contrairement à l'observation de Nopcsa et atteignent l'entoplastron (Fig. 2 b, C1). Cependant, elles paraissent divisées latéro-antérieurement pour former deux petites écailles supplémentaires (Fig. 2 b, C2) qui correspondent aux Gulaires de Nopcsa, l'Intergulaire et la Gulaire que j'ai figurées représentant l'Intergulaire de Nopcsa : pourtant, même sur la figure Pl. XIII de Nopcsa on voit le schéma présenté ici.

COMPARAISON :

Étant admis, au moins provisoirement, que tous ces spécimens ne forment qu'une seule espèce, on voit qu'elle est trop différente d'*E. perfecta* pour appartenir au même genre : c'est particulièrement la configuration des écailles Intergulaires, Humérales et Pectorales, l'emplacement de leurs sillons par rapport aux sutures qui ne coïncident pas (voir les deux diagnoses). Je reviendrai par la suite sur les relations d'*Elochelys* et *Polysternon* avec le genre *Taphrosphys*. On peut dès à présent faire quelques remarques à propos des deux premiers : la plupart des caractères donnés dans la diagnose du genre *Elochelys* par Nopcsa (1931, p. 228-229) ressortent de l'appartenance des deux espèces à la famille des Pelomedusidae. L'absence de suprapygale n'est pas un argument puisque cette plaque est présente chez « *E. major* » et que, par ailleurs, l'absence de suprapygale peut avoir seulement une incidence spécifique (*Podocnemis lewyana* actuel) ou individuelle. Le seul point particulier aux espèces *perfecta* et *provinciale* (*major* incluse) est la forme arrondie des bords du lobe postérieur et la petitesse relative de l'encoche anale. Les autres points communs, comme les proportions de la Nuchale et de la Marginale 1, la longueur de l'entoplastron et sa position par rapport aux encoches axillaires, enfin la position du sillon pectoroabdominal, se retrouvent dans plusieurs autres genres, ainsi qu'on le verra par la suite. Il y a peut-être des relations privilégiées entre *Elochelys perfecta* et *Polysternon provinciale* : il faudrait plus de matériel pour les mettre en évidence et valider définitivement les deux déterminations génériques.

PRÉSENCE PROBABLE DE *Polysternon provinciale* À POURCIEUX (VAR) :

En Provence, le Fuvélien (Campanien supérieur) qui a fourni les deux espèces précédentes a été récemment mis au jour par la percée d'une tranchée creusée pour le Canal de Provence. Popoff (Thèse de 3e cycle, Paris 1973) a établi l'âge du gisement, situé près de la Bastide Blanche au N.E. de Pourcieux (Var). Il en a extrait, entre autres animaux, quelques morceaux de Tortues et de Crocodiles. Par la suite, j'y ai récolté quelques autres pièces, très fragmentaires à cause de la nature du terrain marno-calcaire. Les fragments de plaques de Tortues récoltés sont épais et appartenaient à des animaux au moins de la taille de *Polysternon provinciale*. J'y reconnais une grande périphérique 2, conforme par ses proportions et ses écailles à celle de cette espèce, mais surtout intéressante parce qu'elle possède la même décoration caractéristique. Notons également un fragment de lobe antérieur plastral avec une partie des écailles Humérale, Gulaire et Intergulaire.

## 3 — FORMES INDÉTERMINÉES DU MAESTRICHTIEN

À cette époque les Pelomedusidae ne se sont pas retirés de France. Leur présence est attestée en Provence et au Languedoc par des restes indéterminables. Ils ont été donnés au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris par A. F. de Lapparent.

1) Parmi les divers fragments provenant des CRÈS À REPTILES DE L'HÉRAULT (Reptiles dont Dinosaures et Crocodiles), du Maestrichtien supérieur (« Danien »), signalons :

— à Castigno : un fragment de xiphiplastron avec une insertion pubienne ovale ;
— à Montouliers : un fragment de xiphiplastron avec une insertion ischiatique grossièrement triangulaire et courte dans sa partie postérieure ;
— à Quarante : une périphérique et un hypoplastron probablement pélomédusidien.

Ces spécimens appartiennent à de grands individus.

Source : MNHN, Paris

2) DANS LE VAR, À AUPS : un fragment postérieur de xiphiplastron de plus petite taille, avec une insertion ischiatique identique à celle de Montouliers et une encoche anale à bords droits, très large et courte, comme par exemple celle de *Neochelys arenarum* du Sparnacien de Rians (Var), Pl. III fig. 14 et 15, dont il a également les dimensions.

3) À FONS O (GARD), un gisement du Crétacé supérieur a livré aux paléontologues de Montpellier quelques os de Reptiles (Dinosaures, Crocodiles, Tortues), dont le xiphiplastron figuré Fig. 3 et Pl. I fig. 6. Cet os de grande dimension comporte des insertions puboischiatiques comparables à celles du fragment d'Aups et à celles des Pelomedusidae du Tertiaire de France (*Neochelys*).

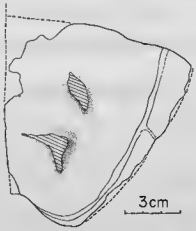



FIG. 3. — Pélomédusidé indéterminé ; Fons O, Crétacé supérieur ; UM2, × 2/5 ; Xiphiplastron droit, face dorsale.

Source : MNHN, Paris

*DEUXIÈME PARTIE*

**PÉLOMÉDUSIDÉS DU TERTIAIRE**

# INTRODUCTION

Au Paléocène, le seul Pélomédusidé de France est *Taphrosphys ambiguus*, du Montien marin du Mont-Aimé ; par ailleurs, le genre est connu du Crétacé à l'Eocène compris en Amérique et en Afrique, probablement également au Lutétien en Italie, et toujours dans un environnement marin.

Les deux autres gisements ayant livré des Tortues au Paléocène, Menat et Cernay-Mont-de-Berru, ne comportent pas de Pélomédusidés, et c'est seulement au Sparnacien que l'on retrouve des formes ayant pu être en continuation avec celles du Crétacé supérieur de Provence : *Neochelys*, apparenté à l'actuel *Erymnochelys* de Madagascar, lui-même déjà représenté ou préfiguré par une espèce du Lutétien de Saint-Germain-en-Laye, « *Podocnemis eremberti* » dont l'étude prévue par Taugourdeau (C.R.Som. S.G.F., 1965) n'a pas encore été publiée. Cette espèce pourrait d'ailleurs être en relation avec « *Palaeaspis* », Pélomédusidé mal défini de l'Éocène inférieur d'Angleterre.

Les Pélomédusidés disparaîtront de France et des autres pays d'Europe au début de l'Oligocène ou à la fin de l'Éocène. La dernière espèce française sera ? *Neochelys montolivensis* des lignites de Montoulieu (Hérault), d'âge présumé stampien ou aquitanien. En Europe, a également été créée une espèce « Oligocène » (Chattien) : *Podocnemis dehmi* Bergounioux, 1932, de Monheim en Bavière, mais le spécimen-type a disparu à Munich pendant la dernière guerre et les description et figuration de l'auteur sont très insuffisantes ; l'espèce doit être considérée comme un *nomen vanum*.

Les formes tertiaires appartiennent à deux groupes ; ce sont : 1) le genre *Taphrosphys*, marin côtier, en relation avec l'Amérique du Nord et l'Afrique ; 2) les formes du groupe d'*Erymnochelys* qui ont leur origine en Afrique et dont la relation avec *Polysternon* et *Elochelys* est possible mais non prouvée. Je les examinerai successivement en deux chapitres, dans l'étude paléontologique qui suit.

Source : MNHN, Paris

# ÉTUDE PALÉONTOLOGIQUE DES PÉLOMÉDUSIDÉS TERTIAIRES

## CHAPITRE 1

## Genre *TAPHROSPHYS* Cope, 1869

Espèce-type : *Platemys sulcatus* Leidy, 1856

### 1 — REDÉFINITION DU GENRE

Ce genre a été réétudié par Gaffney 1965 dans un travail de thèse qu'il m'a aimablement communiqué avant sa publication[1]. Cet auteur rassemble les espèces du Crétacé supérieur de l'Est des USA en une seule, *sulcatus*, qu'il compare avec l'espèce *olssoni* du Pérou. J'ai repris l'examen d'une forme française appelée *Tretosternum ambiguum* par Gaudry en 1840, et ai pu me convaincre de son appartenance au genre *Taphrosphys* dont je donne une diagnose provisoire, en attendant celle de Gaffney[1].

DIAGNOSE DU GENRE :

Carapace podocnémidienne à décoration accusée de polygones irréguliers, plus ou moins grands et plutôt allongés dans l'ensemble, mis en relief par l'enfoncement des sillons les délimitant.

Carapace dorsale ovale mais large et surbaissée, pouvant atteindre de très grandes dimensions (60 cm par ex.). Nuchale longue, sans encoche[2], chevauchée longuement par les Marginales 1 (sur une longueur supérieure à la moitié de celle du bord latéral de la nuchale). Pleurale 1 longue : environ deux fois la longueur de la pleurale 2. Plastron à lobes étroits par rapport à la largeur de la carapace dorsale, le postérieur plus long que le pont entre les encoches axillaires et inguinales, lui-même plus long que le lobe antérieur.

Lobe antérieur court, un peu plus large à sa base que le postérieur, Trapézoïdal à bord antérieur mince, plus ou moins arrondi aux deux angles latéto-antérieurs. *Entoplastron n'atteignant pas postérieurement la transversale des encoches axillaires*[3] *profondes et larges, sa longueur inférieure ou presque égale (jamais nettement supérieure) à la distance qui le sépare du sillon pectoroabdominal. Celui-ci très rapproché médialement de la suture hyohypoplastrale.* Celle-ci un peu plus éloignée du sillon abdominofémoral que du sillon pectoroabdominal, mais tout de même relativement proche.

Intergulaire large, en général longue, grossièrement pentagonale et séparant les Gulaires, en contact avec les Pectorales par un V très ouvert en un angle presque plat, situé généralement à l'arrière

1. La publication en question vient de paraître (Gaffney, 1975 b), et je demande au lecteur de s'y reporter pour compléter mon étude.
2. Voir le problème de *Gafsachelys* et de *Eusarkia*.
3. Caractère à vérifier sur *Gafsachelys phosphatica sensu* Moody, *in* Moody, 1972, fig. 1.

Source : MNHN, Paris

de l'entoplastron, dans son tiers postérieur; les sillons huméropectoraux ne dépassent pas les sutures épihyoplastrales antérieurement et sont généralement situés entre celles-ci et la transversale postérieure de la pointe de l'entoplastron[1].

Pont large; mésoplastrons très latéraux, en général situés sur le pont obliquement et supérieurement au plastron; ils sont traversés transversalement par le sillon pectoroabdominal.

Lobe postérieur à bord latéraux presque parallèles dans leur partie antérieure, convergeant plus ou moins vers l'arrière seulement dans leur moitié postérieure. Encoche anale plus ou moins profonde et courbe, toujours large.

Suture pubienne très longue, plus ou moins large; suture ischiatique ronde, réduite à la partie postérolatérale de la base de l'ischion, située près du bord de l'encoche anale. Entre les deux sutures ischiatiques symétriques, une dépression contournant le bord de l'encoche anale marque l'emplacement où se posait la partie antéromédiale de la base des ischions.

Milieu de vie : marin côtier.

Fréquemment associé à d'autres Tortues marines et à des Reptiles marins, dont des Crocodiles (*Thoracosaurus* ou *Dyrosaurus* notamment).

S'il est aisé de rassembler les formes dans le genre *Taphrosphys*, il est très difficile d'établir les espèces et sous-genres éventuels, en l'absence de suffisamment d'échantillons bien conservés à comparer, et à cause des variations individuelles fréquentes.

Pour le moment on en est réduit à distinguer les espèces d'après, principalement, les dimensions des Gulaires.

## II — LES ESPÈCES AMÉRICAINES

1 — *T. sulcatus* (Leidy, 1856) espèce-type. Gaffney (1975 b) a rassemblé sous ce nom toutes les espèces du Crétacé supérieur de l'Est des U.S.A. (voir Hay 1908). Les variations individuelles ont été étudiées — et les deux essentielles sont la jonction des Gulaires et la position plus avancée du sillon huméropectoral chez « *molops* » et « *longinuchus* » (*fide* Gaffney et *in* Hay 1908, fig. 102 et 116) — par rapport à « *sulcatus* » et « *leslianus* ». L'espèce *sulcatus* est définie, d'après moi, par la carapace dorsale ovale particulièrement élargie postérieurement, à bord antérieur arrondi, étroit, sans encoche nuchale; la nuchale longue, étroite antérieurement, longuement chevauchée par les Marginales 1; le lobe antérieur trapézoïdal; les Gulaires larges et longues atteignant la suture épientoplastrale; la longueur de l'entoplastron inférieure à la distance qui les sépare des sillons pectoroabdominaux; le lobe postérieur étroit par rapport à la longueur du plastron, à bords postérieurs convergents mais non arrondis (*longinuchus in* Hay 1908), et l'encoche anale large (plus ou moins longue) à pointes xiphiplastrales émoussées et non recourbées vers le milieu.

2 — *T. olssoni* (K. P. Schmidt, 1931). Eocène du Pérou : carapace ovale, allongée. Proportions de la nuchale et son recouvrement par les Marginales 1, inconnus. Lobe antérieur arrondi et court. Gulaires très petites, courtes et étroites par rapport à l'Intergulaire; exclusivement épiplastrales. Intergulaire large, particulièrement à l'avant. Longueur de l'entoplastron inférieure à sa distance jusqu'au sillon pectoroabdominal. Lobe postérieur large par rapport à la longueur du plastron, à bords latéraux convergeant nettement vers le milieu à l'arrière, arrondis et entaillés d'une profonde encoche anale semi-ovale, à pointes xiphiplastrales aiguës et courbes. Un seul spécimen.

## III — LES ESPÈCES AFRICAINES

### 1 — La question des Eusarkiidae de Tunisie.

Les phosphates de Gafsa Tunisie ont fourni de nombreux restes de Pelomedusidae, pour lesquels Bergounioux, à la suite de De Stefano, a créé plusieurs espèces et genres qu'il a placés dans

1. Le sillon huméropectoral peut être cependant presque confondu avec la suture épihyoplastrale (un spécimen).

Source : MNHN, Paris

la famille des Eusarkiidae Bergounioux, 1952. Moody, 1972, a redéfini trois espèces, pour trois genres dont un nouveau : *Crassachelys*, à partir de certains spécimens de Cafsa, regroupés de la façon suivante :

a) *Cafsachelys phosphatica* De Stefano, 1903. Notons que l'holotype de cette espèce, conservé à Paris (MNHN, coll. École des Mines) ne comporte qu'une toute petite partie de la carapace dorsale d'un très grand spécimen, avec trois pleurales séparées par des neurales longues et étroites. Étant donné la présence de Chéloniidés dans le gisement, il peut paraître difficile d'attribuer avec certitude ce spécimen à un Pélomédusidé. Quoiqu'il en soit, Moody le considère comme tel et place sous le nom de *Gafsachelys phosphatica* les spécimens ayant les deux caractères suivants :

— série de neurales jointives ;
— nuchale large et courte.

La nuchale du spécimen-type étant inconnue, c'est pratiquement sur la foi de l'appartenance de celui-ci à un pélomédusidé et du fait de la jonction des neurales que Moody effectue sa détermination. Cet auteur note la ressemblance des spécimens ainsi déterminés avec *Taphrosphys*.

b) *Crassachelys neurriregularis* (Bergounioux, 1952) ; cette espèce regroupe les spécimens à :

— série de neurales discontinue ;
— nuchale longue, étroite antérieurement.

c) *Eusarkia rotundiformis* Bergounioux, 1952 ; le seul spécimen-type :

— pas de neurales ;
(— pas de données sur la nuchale).

Pour ce dernier, l'examen de l'holotype conservé au MNHN de Paris montre ceci : 1° les neurales sont absentes dorsalement et ventralement dans la région antérieure. Dans la région postérieure où seul le moule interne est conservé, les neurales 6 et 7 apparaissent ventralement en arrière de la jonction des pleurales 5 ; 2° d'après le moule interne de la nuchale, celle-ci est longue comme chez *Crassachelys* et je pense qu'*Eusarkia rotundiformis* et *Crassachelys neurriregularis* pourraient être des variations d'une seule espèce.

Je ne sais s'il faut conserver des distinctions sous-génériques ou uniquement spécifiques entre d'une part *Cafsachelys sensu* Moody et *Eusarkia* — *Crassachelys* d'autre part, ni même si on n'a affaire qu'à des variations individuelles : la série neurale plus ou moins complète peut être considérée comme un caractère variable, puisqu'on a tous les intermédiaires. Tout dépend donc de la forme de la nuchale : la présence d'une encoche nuchale est un caractère très variable chez les Pélomédusidés, et sa présence réduit la longueur de la plaque. Ce qui est plus significatif, c'est le degré de chevauchement des bords de la nuchale par les Marginales 1 :

Dans les deux cas d'*Erymnochelys* et *Neochelys*, genres proches l'un de l'autre et reliés phylogénétiquement, ce chevauchement est inférieur à la demi-longueur du bord de la nuchale, en ce qui concerne les spécimens bien déterminables par ailleurs ; chez tous les autres Pélomédusidés, le chevauchement est supérieur, qu'il y ait encoche ou non et que la nuchale paraisse courte ou non. C'est le cas de *Crassachelys neurriregularis*. Mais pour *Cafsachelys phosphatica* (*sensu* Moody) on n'a que le moule interne de la nuchale, me semble-t-il (on ne connaît pas, de ce fait, le chevauchement des Marginales), et on ne sait s'il n'a conservé qu'une partie de l'empreinte interne de la plaque ou toute l'empreinte en longueur. L'examen d'*Eusarkia* montre que le moule interne a tendance à se casser au pourtour antérieur, là où les plaques se redressent, à peu près à la limite ventrale des écailles Marginales, ce qui réduit apparemment la longueur des plaques, périphériques et nuchale. Il reste que la nuchale de « *Gafsachelys* » (*sensu* Moody) était peut-être particulièrement large, mais je ne sais si c'est un point important ou non. Comparons ces spécimens de Cafsa à *Taphrosphys* : chez *T. sulcatus* comme chez *Eusarkia-Crassachelys*, la nuchale est longue et étroite antérieurement. Chez *T. olssoni*, la plaque n'est connue que par une partie du moule interne. Chez *Taphrosphys ambiguus*, étudié ci-après, la carapace dorsale est inconnue. Des spécimens du Lutétien d'Avesa (Italie) sont ici rapportés à ce genre, au départ à cause de leur décoration : la nuchale paraît variable en longueur, et

Source : MNHN, Paris

donc en largeur relative, suivant les individus ; le caractère de la nuchale paraît donc d'une importance secondaire en face d'autres éléments tels que ceux que l'on relève sur les spécimens de Cafsa.

Caractères communs à *Taphrosphys* et aux « espèces » de Cafsa (spécimens figurés par Bergougnioux 1952 a et 1956 et spécimens non figurés conservés à Paris (MNHN) et à Toulouse (ICT) :

carapace dorsale : — forme, surbaissée et large ; son contour en section transversale ;
— décoration caractéristique décrite dans la diagnose du genre, très accusée ici ;
— longueur de la première pleurale (deux fois celle de la suivante) ;

plastron : — proportions relatives des lobes et du pont (voir diagnose) ;
— dispositions relatives du trajet des sutures épihyoplastrales et hypoplastrales et des sillons intergulaire-pectoraux, huméropectoraux, pectoroabdominaux, abdominofémoraux (voir diagnose) ;
— longueur de l'insertion pubienne (et morphologie de l'insertion et de l'empreinte ischiatique dans certains cas) ;
— position des mésoplastrons latérale, sur le pont, dans certains cas.

Variations entre les spécimens :

— nombre et forme des neurales, forme de la nuchale, évoqués ci-dessus ;
— forme plus ou moins longue des mésoplastrons, toujours assez larges ;
— trajet du sillon pectoroabdominal sur le mésoplastron — (transversal ou avec un décrochement) ;
— longueur et sinuosité de l'encoche anale ;
— position du sillon intergularopectoral à la limite postérieure de l'entoplastron (un spécimen) ou un peu antérieurement à cette limite.

Variations par rapport aux autres espèces de *Taphrosphys* :

— forme plus large postérieurement de certaines insertions pubiennes (d'après leur moulage, toutefois) ;
— position plus avancée de l'insertion ischiatique par rapport à l'encoche anale dans certains cas.

Caractères communs à « *Crassachelys* » et *Eusarkia* :

— lobe postérieur large à bords latéraux presque parallèles puis convergeant nettement aux points xiphiplastrales non recourbées vers le milieu, à encoche anale plus ou moins ogivale et profonde ;
— lobe antérieur trapézoïdal à entoplastron moins long que sa distance jusqu'au sillon pectoroabdominal ;
— sillons huméropectoral et intergularopectoral situés très à l'arrière de l'entoplastron ; Intergulaire large (voir *Eusarkia rotundiformis* Bergounioux 1952 a Pl. XLVI et Bergounioux 1956 Pl. 13 et 14).

Le seul lobe antérieur entièrement conservé est celui d'*Eusarkia* : le bord antérieur est légèrement encoché avec des coins latéroantérieurs aigus ; les Gulaires sont relativement petites, ne parvenant pas tout à fait à l'entoplastron, leur bord antérieur étant un peu moins large que celui de l'Intergulaire.

Variations du plastron de « *Gafsachelys phosphatica* » *sensu* Moody, *fide* fig. 1 *in* Moody 1972 :

— position de l'entoplastron parvenant postérieurement jusqu'à la transversale du fond des encoches axillaires ;
— position moins latérale des mésoplastrons.

Conclusion : 1) tous les spécimens comportent plusieurs caractères de *Taphrosphys* ;
2) je ne pense pas qu'il soit possible de garder les distinctions génériques établies par Moody.

Ainsi, pour distinguer l'espèce que Moody appelle « *Gafsachelys phosphatica* », on ne peut en fait conserver que le caractère de continuité des neurales. Un spécimen de l'Institut Catholique de Toulouse (ICT) comporte ainsi 6 neurales jointives : ce serait donc un « *Gafsachelys phosphatica* ». Or il n'a même pas les deux caractères relevés ci-dessus sur le plastron de l'espèce figurée par Moody (position de l'entoplastron et des mésoplastrons). Établir des distinctions uniquement sur les neurales ne paraît pas suffisant puisqu'on a toutes les variations entre 0 et le nombre complet.

Source : MNHN, Paris

Je propose donc de reprendre l'étude des spécimens de Gafsa dans l'optique de leur appartenance à un même genre *Taphrosphys*, en prenant en considération les possibilités de variations et d'évolution qui s'y manifestent ailleurs dans le monde, et en rejetant le nom de *Gafsachelys phosphatica*, fondé sur un spécimen indéterminable.

Quant à la famille des Eusarkiidae, elle n'est pas admissible actuellement : les formes de Gafsa appartiennent à une même famille que *Taphrosphys* et si on doit distinguer celle-ci des Pelomedusidae, il a déjà été dit que c'est la famille des Bothremydidae Baur, 1891 qu'il sera nécessaire de rétablir[1].

2 — LA QUESTION DE *Bantuchelys congolensis* DOLLO, 1912.

L'appartenance à *Taphrosphys* de la portion de carapace de *Bantuchelys congolensis* Dollo, 1925, du Paléogène du Zaïre (ex Congo), a été récemment supposée par Wood, 1973. L'espèce est indéterminée. L'autre partie du matériel placé dans cette espèce revient à une autre Tortue marine, Cryptodire.

## IV — LES ESPÈCES EUROPÉENNES

### A — Présence possible de *Taphrosphys* dans le Lutétien d'Italie, à Avesa.

1 — INTRODUCTION

Des fouilles récentes à Avesa (Italie du Nord), Lutétien moyen, ont livré un certain nombre de pièces conservées au Museo Civico de Verone (MCSN). Parmi elles on reconnaît :

1) Une Tortue cryptodire marine (Cheloniidae), représentée par un moulage crânien (V 2349), par une portion de carapace dorsale (V 2348) à écailles Vertébrales morphologiquement comparables à celles d'*Eretmochelys* actuel, et probablement par les pièces V 2384 et V 2385 (bordure périphérique). Les plaques sont ornées de sillons en tous sens, longs, entrecroisés, habituels aux Cheloniidae actuels, qui évoquent en partie ceux de *Taphrosphys* : le milieu marin pourrait être responsable de cette décoration (vascularisation particulière).
2) Plusieurs spécimens de Péloméduside, distincts de *Neochelys nicolisii* (provenant d'un autre gisement lutétien d'Avesa), et dans lesquels je soupçonne la présence de *Taphrosphys* : on sait que Bergounioux (1934) avait décrit à Avesa « *Clemmys italica* », dont les spécimens n'ont pu être retrouvés à Vérone, comportant des neurales longues et étroites. Ceci caractérise aussi bien la Tortue chelonioidienne que le spécimen de Péloméduside (présumé *Taphrosphys*) V 2386-V 2387. Étant donné en outre l'absence de photographies et de description suffisamment claire, le nom d'*italica* est un *nomen vanum*.
3) Un certain nombre de fragments indéterminables appartenant à l'un ou à l'autre des deux lots : V 2388, V 2389, V 2382 et V 2383.

2 — EXAMEN DES RESTES DE PÉLOMÉDUSIDÉS D'AVESA :

— V 2343 : reste de carapace dorsale ovale d'environ 27 cm de longueur médiane (25 conservés), aplatie, à bord postérieur légèrement dentelé entre les périphériques 9. Moule interne seul conservé dans les 2/3 antérieurs. Six ou sept neurales, pleurales 7 et 8 jointives en avant de la suprapygale pélomédusidienne. Forte empreinte de la côte 2 et du processus axillaire sous la pleurale 1, du processus inguinal sous la pleurale 5, comme chez *Taphrosphys* et d'autres Péloméduside (*Neochelys*, *Podocnemis* s.l. par exemple). Décoration de sillons allongés en tous sens et se réunissant pour isoler des polygones par places (pleurales 7 et 8) comme chez *Taphrosphys*. Proportions des pleurales et neurales comme chez *Neochelys* : en particulier les pleurales et neurales 1 ne paraissent pas particulièrement longues.

— V 2344-V 2345 : face interne et contre-empreinte d'une portion de carapace dorsale d'environ 31 à 34 cm de long. Pygale et pleurales 7 et 8 pélomédusidiennes. Même décoration que le spécimen précédent.

1. Voir Gaffney, 1975 b, où la sous-famille des Bothremydinae est admise pour *Bothremys* et *Taphrosphys*.

Source : MNHN, Paris

— 2347 : Carapace dorsale incomplète d'environ 40 cm de longueur, déformée et basse ; au moins 6 neurales, les mieux délimitées (neurales 3 à 5) ÉTROITES, séparées de la suprapygale, mal distincte, par les pleurales 7 et 8 apparemment enfoncées sous les sixièmes. Décoration comme les spécimens précédents.

— V 2386-V 2387 : a) V 2386, Pl. 1 fig. 8, fragment comportant quelques neurales très longues et étroites comme sur la figure 1 de « *Clemmys italica* » Bergounioux 1934, avec certains côtés antéro-latéraux incurvés comme le mentionnait cet auteur. On a le moulage de la périphérique 1 gauche, l'empreinte de la pleurale 2 droite et la face interne de la deuxième gauche, chevauchant la neurale 2 et les plaques précédentes ; la face interne des plaques périphériques 3 et 4, des neurales 3 et 4 et le moule interne de la cinquième. b) V 2387 est la contre-empreinte du fragment qui appartenait à un très grand individu (55 à 60 cm). Pas de décoration externe visible. Pas d'écaille Cervicale. La nuchale (nu), étroite antérieurement, était chevauchée longuement par les Marginales 1 plus longues que larges ($M_1$). La pleurale 1 apparaît dans presque toute sa longueur en arrière au contact $M_1$-$M_2$ ; elle est très longue, au moins égale à la longueur des pleurales 2 et 3 :

| (mesures en mm) | longueur | largeur |
|---|---|---|
| pleurale 1 | supérieure à 102 | |
| pleurales 2 + 3 | 2 × 50 | |
| neurale 3 | 52 | 30 |
| neurale 4 | 47 | 27 |
| nuchale | 90 | 42 (Minimum 20) |
| Marginale 1 | 46 à 58 | 43 |

Comparaison des spécimens :

— Dimensions échelonnées 27, 31 à 34, 40, 50 à 60 cm de longueur ;
— Décoration concordante (inconnue chez le dernier spécimen) ;
— neurales : larges comme chez *Neochelys* dans le premier spécimen ; franchement étroites chez les deux derniers : il semble qu'elles le deviennent nettement à partir d'une certaine taille de l'individu ;
— pas de comparaisons possibles pour les proportions de la Marginale 1 et de la nuchale (V 2386) et du contour des sillons vertébraux (V 2347).

Il n'y a pas de coupure nette entre les spécimens et à cause de la décoration, de la longueur de la Marginale 1 chevauchant longuement la nuchale, des dimensions des neurales chez les grands individus, je pense que ces spécimens ont pu appartenir au genre *Taphrosphys*, l'espèce, indéterminable, ayant probablement eu des rapports avec celle ou celles de Gafsa.

### 3 — POSSIBILITÉS DE RELATIONS AVEC LE GENRE *Palaeaspis*.

Le genre *Taphrosphys* n'est pas le seul de la famille à avoir une neurale 1 et une pleurale 1 longues, une Marginale 1 longue sur la nuchale. Il en est de même chez « *Palaeaspis* », genre révisé par Williams 1954 d, provenant du London Clay, dans lequel il a regroupé sous le nom de *P. bowerbanki* (Owen) tous les spécimens pélomédusidiens de la série. Williams évoquait, à propos de la longueur particulière de la neurale 1, le genre *Pelusios* : ce n'est pas toujours le cas chez lui et on peut aussi signaler *Pelomedusa*. On peut se demander s'il y a des relations entre *Palaeaspis*, *Taphrosphys* et les spécimens d'Avesa. L'espèce *Palaeaspis bowerbanki* est caractérisée par la présence d'une Vertébrale divisée transversalement, mais un seul spécimen a conservé cette écaille en entier et montre donc ce caractère (*Emys conybeari*) : la division inhabituelle de la Vertébrale 1 peut être une variation individuelle. En fait, le genre comme l'espèce sont mal caractérisés.

*a*) Caractères communs à *Taphrosphys* et aux spécimens de *Palaeaspis* :

— chevauchement important de la nuchale par la Marginale 1 (comme chez *Taphrosphys*, *Bothremys*, *Rosasia* et *Polysternon*) ; « *Emys conybeari* » ;

Source : MNHN, Paris

— forme basse de la carapace (comme chez *Taphrosphys*, *Bothremys*, *Ilosasia* et probablement *Elochelys* et *Polysternon*) : *Emys conybeari* », « *E. laevis* », « *E. delabechei* » ;
— longueur de la pleurale 1 et de la neurale 1 : « *E. conybeari* » ;
— entoplastron n'atteignant pas la transversale du fond des encoches axillaires (comme chez *Bothremys*, *Ilosasia*, *Taphrosphys*, sauf un spécimen de Gafsa, et les *Podocnemis* s.l. actuels) : « *Platemys* » *bowerbanki* » ;
— forme trapézoïdale du lobe antérieur (comme chez *Bothremys*, *Taphrosphys* et, dans une certaine mesure, *Elochelys*) : *Emys conybeari* et peut-être « *Platemys bowerbanki* ».

Chez les spécimens du London Clay rapportés par Williams à *Papaeaspis* et non cités ici, la partie comportant les caractères considérés n'est pas conservée.

*b*) Caractères différents de ceux de *Taphrosphys* :

— décoration de *Taphrosphys* non figurée ni citée chez *Palaeaspis* malgré sa singularité ;
— disposition des mésoplastrons non sur le pont totalement (comme le « *Gafsachelys phosphatica* » figuré par Moody et comme tous les autres Pelomedusidae) : « *E. laevis* » et peut-être « *Platemys bowerbanki* » ;
— position antérieure du sillon pectoroabdominal non rapproché de la suture hyohypoplastrale : « *E. laevis* » (comme chez de nombreux Pelomedusidae).

Remarques : 1) le sédiment est marin (ce qui concorde avec le milieu de vie des *Taphrosphys* et des spécimens d'Avesa ;
2) les neurales (*conybeari*, *bowerbanki*, *laevis*) sont en général larges, caractère qui paraît variable même chez *Taphrosphys* ;
3) la forme des insertions du bassin est inconnue.

Conclusion : c'est principalement la décoration et la position du sillon pectoroabdominal qui écartent « *Palaeaspis bowerbanki* » de *Taphrosphys*, le premier caractère l'écartant des spécimens d'Avesa (où le second n'est pas connu). Mais on remarque que, contrairement à l'opinion de Williams, l'appartenance de tous les spécimens à une seule espèce n'est pas réellement démontrée, et le genre est encore très mal défini. On en reparlera à propos de *Neochelys*. En effet, un crâne présumé de Pélomédusidé se trouvait également dans le London Clay et pourrait être (d'après la figure d'Owen et Bell) proche d'*Erymnochelys* : s'il était associé aux carapaces attribuées à *Palaeaspis*, ce dernier n'aurait rien à voir avec *Taphrosphys*.

## B — Présence de *Taphrosphys* au Montien du Bassin Parisien.

### *TAPHROSPHYS AMBIGUUS* (Gaudry, 1890)

Synonymie : *Tretosternum ambiguum* Gaudry 1890, p. 251, fig. 355

1 — DIAGNOSE (plastron seul connu) :

Lobe antérieur trapézoïdal ; longueur de l'entoplastron égale (d'un côté) ou à peine supérieure (de l'autre) à la distance qui le sépare des sillons pectoroabdominaux (dissymétriques) ; Intergulaire à bord antérieur à peine plus large que celui des Gulaires ; Gulaires larges et longues chevauchant très nettement l'entoplastron. Lobe postérieur étroit par rapport à la longueur du plastron, à bords latéraux à peine convergents vers l'arrière. Pointes xiphiplastrales inconnues mais encoche anale large.

*Matériel :*

*Holotype* seul, MNHN, MTA 1, don du Baron de Ponson : un plastron partiel détaché par moi de sa gangue de craie légèrement marneuse, blanc-jaunâtre.

*Localité et horizon stratigraphique :*

Mont-Aimé = Vertus (Marne). Bassin Parisien, Est, région 1, Fig. 49, et point 1 Fig. 53. Montien (ou Dano-Montien, voir Pomerol et Feugueur 1968, p. 166), considéré comme postérieur au Maestrichtien et antérieur au Thanétien. Calcaire blanc jaunâtre marin, qui a également fourni *Thoracosaurus macrorhynchus*, crocodilien marin littoral.

Source : MNHN, Paris

2 — DESCRIPTION : Fig. 4a, b, et Pl. IV, fig. 9-10.

État du fragment : une partie du lobe antérieur, à droite, est cassée, mais d'après l'épaisseur du bord antérieur il ne manque que quelques millimètres ; il manque également à peine quelques millimètres au bord latéral gauche du lobe postérieur ; la partie droite entre les encoches axillaire et anale est brisée davantage. Le pont gauche est complet jusqu'à son contact avec les périphériques.

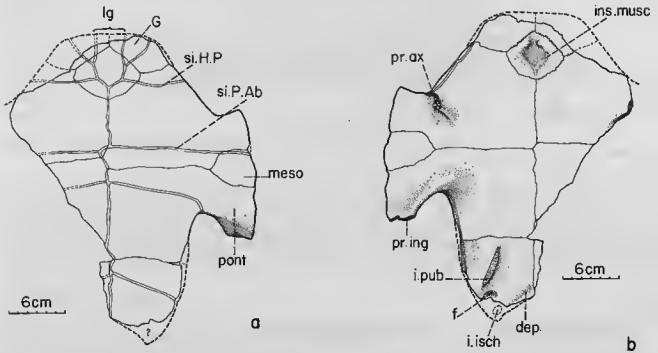



FIG 4. — *Taphrosphys ambiguus* (Caudry, 1890) ; Mont-Aimé, Montien ; MNHN, MTA 1, holotype, × 1/3 ; Plastron partiel. a, b. — Faces ventrale et dorsale.

*dep*, dépression ; *f*, fossette ; *G*, Gulaire ; *lg*, Intergulaire ; *i. isch*, emplacement et forme présumée de l'insertion de l'ischion ; *ins. musc*, insertion musculaire ; *i. pub*, insertion du pubis ; *meso*, mésoplastron ; *pr. ax*, processus axillaire ; *pr. ing*, processus inguinal ; *si. H. p*, sillon Huméro-pectoral ; *si. P. ab*, sillon Pectoro-abdominal.

Mesures (en mm) :

| | |
|---|---|
| Longueur du fragment | 310 |
| » totale, jusqu'au fond de l'encoche anale, par estimation | 305 |
| » jusqu'aux pointes xiphiplastrales (est.) | 320-325 |
| Largeur à la suture hypoxiphiplastrale (est.) | 160 |
| Longueur minimum du pont droit | 103 |
| » du contact plastron-périphériques | 140 |
| » minimum de l'hyoplastron au pont | 37 |
| » maximum du mésoplastron | 38 |
| Largeur maximum du mésoplastron | 54 |
| Longueur conservée du lobe antérieur | 90 |
| » médiane du lobe antérieur (est.) | 92 |
| » du lobe antérieur jusqu'à l'extrémité postérieure de l'entoplastron | 68 + 2 est. |
| Largeur du lobe antérieur (est.) | 22 |
| Longueur de la suture interépiplastrale | 12 + 2 = 14 |
| Longueur et largeur de l'entoplastron | 57 et 73 |
| Distance médiane entre l'entoplastron et : | |
| 1) le sillon pectoroabdominal d. et g. | 53 et 50 |
| 2) la suture hyohypoplastrale d. et g. | 60 et 70 |

Source : MNHN, Paris

| | |
|---|---|
| Longueur du chevauchement de l'Intergulaire sur l'entoplastron | 42 |
| Longueur du lobe postérieur : | |
| 1) jusqu'au fond de l'encoche anale | 113 |
| 2) jusqu'à la pointe xiphiplastrale (est.) | 133 à 138 |
| Longueur et largeur de la suture du pubis | 41 et 7 |
| » de l'encoche anale | 62 |

Il en ressort que :

1) la largeur représente 52% de la longueur du plastron ;
2) le mésoplastron est plus large que long ;
3) l'entoplastron est grand et à peine plus long que sa distance jusqu'au sillon pectoroabdominal ;
4) la distance sillon pectoroabdominal-suture hyohypoplastrale est courte ;
5) l'Intergulaire chevauche l'entoplastron sur 73,6% : elle est longue ;
6) la longueur du pont est inférieure à celle du lobe postérieur : pont court.

*Face ventrale :*

– décoration caractéristique de *Taphrosphys* (voir Pl. IV fig. 10 a et 10 b) très nette ;
– plastron plat ventralement, avec de chaque côté un décrochement marqué entre les encoches axillaires et inguinales, à partir duquel le pont se lève obliquement. Celui-ci est court, les encoches axillaires étant profondes. Le mésoplastron, placé sur le pont, en dehors du décrochement, est court et presque rectangulaire. D'après le bord postérieur du xiphiplastron, auquel il manque 1 ou 2 mm, l'encoche anale était large et courte ;
– écailles : Gulaire (G) presque aussi large antérieurement que l'Intergulaire (Ig). Celle-ci rencontre les Pectorales vers l'arrière de l'entoplastron entre sa pointe postérieure et la suture épihyoplastrale. Elle rencontre la pointe des Culaires entre la moitié et le tiers antérieur de ses bords entoplastraux (Fig. 4 a et Pl. IV fig. 10 a). Le sillon huméropectoral (si.H.P.) reste en arrière de la suture épihyoplastrale. Le sillon pectoroabdominal (P.Ab) traverse l'hyoplastron en ligne droite et parvient au mésoplastron qu'il traverse directement sans décrochement.

*Face dorsale :*

– Sur l'entoplastron, les empreintes des crêtes d'insertions ligamentaires et musculaires (Fig. 4 b, ins. musc. et Pl. IV fig. 9) sont très atténuées du fait de l'érosion. Elles forment un Y à branche postérieure courte et à branches antérieures largement ouvertes. Entre celles-ci, une dépression limitée antérieurement de chaque côté par un bourrelet.
– L'épiplastron est aminci antérieurement : entre cet amincissement et l'entoplastron il y a un bourrelet.
– Les processus axillaires (pr.ax.) et inguinaux (pr.ing.) sont minces.
– L'insertion du pubis (i.pub.) se fait sur une protubérance très allongée et étroite comme chez *T. sulcatus*, non élargie postérieurement comme chez *T. olssoni* et plus encore à Cafsa. Postérieurement à cette insertion, une fossette (Fig. 15 f).
– Au bord de l'encoche anale, la contournant, une dépression allongée correspond à l'apposition de la partie antéro-médiale de la base de l'ischion. D'après celle-ci, la partie postérolatérale (probablement ronde) de cet os se trouvait en arrière et latéralement, en dehors du fragment (Fig. 16, i.isch.).

3 – COMPARAISON :

*a*) ***Taphrosphys ambiguus*** et les autres espèces du genre :

Il n'est pas question de comparer *T. ambiguus* aux spécimens d'Avesa et du Zaïre dont les plastrons sont inconnus. *T. ambiguus* est plus proche de *T. sulcatus* que de *T. olssoni* et des formes de Gafsa : 1) par la largeur du lobe postérieur par rapport à la longueur du plastron ; 2) par l'importance des Gulaires. Il s'en distingue : 1) par le plus grand chevauchement Culaire de l'entoplastron ; 2) par la distance entoplastron-sillon pectoroabdominal, plus faible par rapport à la longueur de l'entoplastron. Il serait préférable d'avoir plusieurs spécimens du Mont-Aimé pour juger de la valeur de l'espèce. Mais comme les deux caractères distinctifs ne se présentent pas à ma connaissance chez les autres espèces, on peut estimer qu'elle est valable.

Source : MNHN, Paris

*T. olssoni* et les espèces de Gafsa (d'après certains spécimens) sont plus proches l'une de l'autre : Culaires plus petites ; moins larges que l'Intergulaire et plus courtes (surtout *olssoni*) ; plastron relativement plus large postérieurement, par rapport à la longueur du plastron jusqu'au fond de l'encoche anale ; arrondi plus marqué de la partie convergente des xiphiplastrons ; élargissement postérieur de l'insertion pubienne.

*b*) **Taphrosphys** et les genres du Crétacé supérieur :

On s'est demandé si *Elochelys* n'était pas apparenté à *Taphrosphys* :

1) « *Elochelys major* », ici placée dans *Pleurosternon provinciale*, se distingue aisément de *Taphrosphys* : décoration, proportions de l'entoplastron, position du sillon pectoroabdominal et des mésoplastrons, relations des écailles Gulaires et Intergulaires par rapport à l'entoplastron et à la suture épihyoplastrale, forme des insertions du bassin, etc.

2) *Elochelys perfecta* paraît plus proche de *Taphrosphys* à cause de son Intergulaire large joignant le sillon antérieur des Pectorales, la forme arrondie et basse de la carapace et celle, trapézoïdale, du lobe antérieur large et court. Mais *Elochelys* s'écarte de *Taphrosphys* par le sillon huméropectoral antérieur à la suture épihyopectorale, les mésoplastrons moins latéraux, le pont plus étroit et plus long (plus long que le lobe postérieur), *l'entoplastron parvenant postérieurement jusqu'à la transversale du fond des encoches axillaires peu élargies, sa longueur supérieure ou égale à la distance qui le sépare du sillon pectoroabdominal, lequel est éloigné de la suture hyohypoplastrale, et l'absence de décoration caractéristique de Taphrosphys*. Ainsi, malgré la non connaissance de la forme des insertions du bassin, on peut dire qu'il y a suffisamment de différences entre les deux genres.

À propos de la forme arrondie du lobe postérieur de *Polysternon*, *Elochelys* et *Taphrosphys*, notons que chez les deux premiers, l'arrondi est continu depuis la base du lobe jusqu'à l'encoche anale petite (plus étroite), sans qu'il y ait de pointes xiphiplastrales marquées, d'où une allure très différente.

*Taphrosphys* peut encore être comparé à plusieurs genres du Crétacé supérieur : *Bothremys*, *Apodichelys* et *Rosasia*. D'après les descriptions trouvées dans la littérature et leurs figurations on voit que, comme lui, ces formes ont un lobe antérieur court et large. *Apodichelys*, mal défini, n'est connu que par un moule interne ; chez les deux autres, comme chez *Taphrosphys*, l'entoplastron n'atteint pas postérieurement la ligne du fond des encoches axillaires et sa longueur n'est jamais nettement supérieure à la distance qui le sépare du sillon pectoroabdominal. Chez *Bothremys*, *Apodichelys* et *Taphrosphys*, contrairement aux autres Pelomedusidae, y compris *Rosasia*, le pont est particulièrement court puisque moins long que le lobe postérieur. En revanche, chez *Rosasia*, comme chez *Taphrosphys* et *Bothremys*, le sillon pectoroabdominal n'est pas antérieur à une ligne transversale passant par les points les plus antérieurs des mésoplastrons (sauf peut-être chez un *Bothremys*, *in* Caffney et Zangerl 1967, fig. 7) ; c'est chez *Taphrosphys* que le rapprochement médian de ce sillon et de la suture hyohypoplastrale est le plus marqué.

Chez *Taphrosphys*, les positions nettement reculées du sillon pectoroabdominal (lequel coupe le mésoplastron transversalement) et relativement reculées du sillon huméropectoral (lequel chevauche cependant déjà l'entoplastron, ou le touche) sont primitives ; ceci apparaît par comparaison avec deux des Pleurodires plus anciens : *Platychelys* et *Platycheloides* (*Proterochersis* m'étant inconnu à ce propos). La position primitive s'est maintenue actuellement chez les Chelidae (avec des variantes) et chez *Pelomedusa* ; chez *Rosasia*, la position est très primitive et proche de celle de *Pelomedusa*, tandis que chez *Bothremys* elle l'est un peu moins et est plus proche de celle de *Taphrosphys*. Chez les autres Pélomédusidés, y compris *Polysternon* et *Elochelys*, les deux sillons se sont avancés, au moins partiellement pour le premier genre.

En revanche, la jonction de l'Intergulaire et des Pectorales chez *Taphrosphys*, comme chez *Elochelys*, *Neochelys* (dans de nombreux cas) et *Stereogenys*, est évoluée par rapport à la condition primitive, conservée chez les autres Pleurodires.

Mon opinion est qu'une parenté originelle particulière unit les genres du Crétacé supérieur à pont court, trouvés en milieu marin côtier, par opposition aux autres genres du Crétacé supérieur (lesquels ont abouti en particulier à *Podocnemis* s.l.) que l'on trouve en milieu dulçaquicole. L'expé-

Source : MNHN, Paris

rience montre que les crânes donnent plus d'indications sur les parentés que les carapaces : pour le moment, seul le crâne (partiel) de *Bothremys* est connu ; celui de *Taphrosphys* n'est pas encore décrit, mais Gaffney (qui en prépare la description) rapproche les deux genres précédents[1] ; d'autre part, *Nigeremys* n'est connu que par un crâne seul, manifestement apparenté à *Bothremys*. Nous reviendrons sur ces problèmes au cours du chapitre consacré à *Neochelys*.

4 — ORIGINE DE *Taphrosphys ambiguus*.

Le genre est d'abord connu au Crétacé supérieur des USA, Campanien supérieur-Maestrichtien d'après Gaffney, puis, probablement, au Paléocène du Zaïre, au Montien de France et, enfin, à l'Éocène inférieur en Amérique (Pérou), en Europe (Italie probablement) et en Afrique. Aucun autre Pélomédusidé n'a eu une répartition aussi vaste ; c'est probablement dû à son adaptation à la vie marine et estuarienne.

Rien ne prouve en fait l'origine américaine du genre. Les plus anciens Pelomedusidae connus sont africains, mais on ne peut encore faire le lien entre eux et *Taphrosphys*. Quant à l'espèce *ambiguus*, ses ressemblances avec *T. sulcatus* et les relations faciles de l'Amérique du Nord et de la France au Crétacé supérieur font qu'elle est probablement issue d'Amérique.

## CHAPITRE 2

# Genre *NEOCHELYS* Bergounioux, 1954

## I — REDÉFINITION DU GENRE

J'ai rassemblé sous le nom de *Neochelys* un certain nombre d'espèces anciennes et une nouvelle. Ce genre, dulçaquicole à la différence de *Taphrosphys*, n'est pas le seul de cette condition au Tertiaire d'Europe : il y a aussi *Palaeaspis*, genre mal défini dont on a parlé à propos de *Taphrosphys* à Avesa. Il y a en outre un certain nombre de spécimens (France, Espagne) sur lesquels on a très peu de renseignements et dont les relations avec « *Palaeaspis* » et *Neochelys* devront être précisées par de nouvelles découvertes.

*NEOCHELYS* Bergounioux, 1954

Espèce-type : *Emys capellinii* De Zigno, 1889

Synonymie.

*Emys*, *pro parte*, *in* Gervais, 1859, p. 439.
*in* De Zigno, 1889, 1890.
*Cistudo*, *pro parte*, *in* De Stefano, 1906.
*pro parte*, *in* Botez, 1921, p. 83.
*Elochelys*, *pro parte*, *in* Bergounioux, 1934, 1953.
*Clemmys*, *pro parte*, *in* Bergounioux, 1935, p. 143.
*Polysternum*, *pro parte*, *in* Bergounioux, 1935, 1936.
*Testudo*, *pro parte*, *in* Bergounioux, 1935, p. 42.
*Platyarkia* Bergounioux, 1953, (de *P. bolcensis*, *nomen nudum*).
*Podocnemis* pour de Broin *in* Ginsburg, Ménessier, Russell, 1967, Jiménez, 1970 c, p. 253 et 1971 c, *pro parte*.
*Stereogenys*, *pro parte*, *in* Jiménez, 1968, 1970 a, b, c.

1. Gaffney, 1975 b : sous-famille des Bothremydinae.

Source : MNHN, Paris

DIAGNOSE :

Genre de Pélomédusidé « érymnochélydien » pouvant atteindre de grandes dimensions (55 cm de longueur de carapace).

Décoration pélomédusidienne à laquelle s'ajoute, éventuellement, l'impression de costulations relativement larges sur les plaques osseuses, en relation avec la croissance des écailles ; surface éventuellement granuleuse. Sillons des écailles sinueux, particulièrement sur la carapace dorsale. Carapace dorsale allongée, bombée, dépourvue de carène. Nuchale à bords latéraux élargis, arrondis postérieurement vers l'extérieur de la plaque, chevauchée par les Marginales 1 sur moins de la demi-longueur antérieure de ses bords latéraux. Marginales 1 plus larges que longues. Six à huit neurales relativement larges.

Plastron : lobe antérieur trapézoïdal à angles antérieurs plus ou moins arrondis, plus court que le lobe postérieur, lui-même plus court que le pont entre les encoches axillaires et inguinales. Grand entoplastron prolongé jusqu'à la transversale du fond des encoches axillaires, supérieur en longueur à la distance qui le sépare du sillon pectoroabdominal. Lobe postérieur à bords latéraux un peu arrondis et grande encoche anale plus large que longue, grossièrement triangulaire, à bords plus ou moins incurvés, et à pointes xiphiplastrales larges et courtes.

Intergulaire séparant les deux Gulaires et séparant plus ou moins les Humérales sur l'entoplastron jusqu'à joindre éventuellement plus ou moins largement les Pectorales. Sillon huméropectoral antérieur à la suture épihyoplastrale sauf éventuellement tout à fait latéralement. Sillon pectoroabdominal arrivant de l'avant sur le mésoplastron, non rapproché médialement de la suture hyohypoplastrale. Sillon abdominomarginal traversant longitudinalement le mésoplastron.

Face dorsale du lobe antérieur avec un bourrelet épiplastral latéral, particulièrement épaissi aux jonctions Gulaires-Humérales, et deux fossettes d'insertions musculaires épisplastrales, antérolatérales par rapport à l'entoplastron. Crêtes entoplastrales d'insertions musculaires et ligamentaires en Y (ou en trident) à branches latérales plus larges et émoussées que la branche médiane.

Processus axillaires et inguinaux très développés vers l'intérieur, atteignant respectivement : 1) la périphérique 3 et le tiers latéral de la pleurale 1 dont la côte est fortement développée ; 2) la périphérique 7 et la pleurale 5, entre le tiers et le quart latéral.

*Répartition :*

Du Sparnacien de Dormaal (Belgique) jusqu'au Bartonien du Castrais (France) ; peut-être jusqu'au Ludien d'Espagne[1] et même jusqu'au Stampien de France.

*Remarque :* la définition précédente s'appuie uniquement sur la carapace parce que seul le crâne d'une espèce est connu et que l'on ne peut faire la part des caractères génériques et spécifiques. On trouvera les caractères crâniens dans le paragraphe de *N. arenarum*.

Avant d'aborder les espèces françaises, j'ai révisé les espèces italiennes, sur lesquelles le genre avait été créé.

## II — ESPÈCES ITALIENNES DE *NEOCHELYS*

### 1 — **Neochelys capellinii** (De Zigno, 1889) : espèce-type du genre.

*Synonymie :*

*Emys capellinii* De Zigno, 1889.
*Elochelys capellinii* Bergounioux, 1953, *pro parte*.
*Platyarkia bolcensis* Bergounioux, 1953, *nomen nudum*.
*Neochelys capellinii* Bergounioux, 1954, *pro parte*.
*Neochelys bolcensis* Bergounioux, 1954.

1. Voir Jiménez, 1971 c et 1975, parutions qui me sont trop récemment parvenues pour être analysées ici.

Source : MNHN, Paris

*Remarque :* Je retire pour le moment de l'espèce *capellinii sensu* Bergounioux, 1953, 1954, l'espèce *nicolisii* De Zigno, 1890, qui sera examinée ensuite.

DIAGNOSE :

Espèce fondée sur des spécimens pouvant atteindre jusqu'à 41 cm de longueur de carapace, mais n'atteignant généralement pas cette dimension. Bord antérieur limité par les coins relativement peu aigus des périphériques 2 à la limite Marginale 2-Marginale 3, formant ou non, antérieurement, une légère encoche nuchale ; sept neurales ; Marginale 1 nettement plus large que longue, environ deux fois plus large au bord antérieur qu'au bord latéral, lequel est peu ou pas courbé.

Plastron : lobe antérieur grossièrement trapézoïdal à angles antérieurs arrondis. Longueur de l'entoplastron inférieure à la distance qui le sépare de la suture hyohypoplastrale, supérieure à la distance qui le sépare du sillon pectoroabdominal (deux fois ou plus de deux fois cette distance chez les deux adultes connus, une fois et demie chez le jeune). Gulaires atteignant ou non la suture épientoplastrale, ne chevauchant pas l'entoplastron, séparées par l'Intergulaire. Celle-ci plus large que les Gulaires au bord antérieur, prolongée sur l'entoplastron mais n'atteignant pas les Pectorales.

Nombre de spécimens examinés : cinq dont trois connus par le plastron.

*Gisement :* Couches à lignites du Monte-Bolca (Italie du Nord), carrières de la Purga di Bolca et de Valleco.

*Horizon stratigraphique :*

Cuisien supérieur au Lutétien inférieur à moyen. L'âge des couches du Bolca ayant livré des Crocodiles et des Tortues n'est pas encore définitivement établi. On trouvera des interprétations différentes dans la carte géologique (Lutétien inférieur ou moyen, opinion du Prof. Malaroda), et les ouvrages de Fabiani, 1915 (Lutétien inférieur) et de Barbieri et Medizza, 1969 (sommet du Bolca encore cuisien, mais Valleco lutétien inférieur, contrairement à l'opinion de Sorbini pour lequel Purga di Bolga et Valleco sont de même âge). Rappelons que les couches à lignites d'eau douce, qui ont fourni les Tortues et le « *Crocodilus* » *vicetinus*, sont situées plus haut dans la série du Monte-Bolca (49-52 MA, d'après Sorbini, 1972) que les couches marines à Poissons de la Pesciara déterminées d'âge cuisien par les Foraminifères *Cloborotalia* (Barbieri et Medizza, 1969) et les *Nummulites* (Blondeau, cf. Blot, 1969).

*Matériel :*

Holotype non retrouvé — Figuré in De Zigno, 1889, Pl. 1.

Collection I.G.P.G. (Padoue) :

Calcotype n° 6810, moulage en plâtre de l'holotype. Carapace dorsale. Étiqueté « Type de *Platyarkia bolcensis*[1] Bergounioux, 1953 » : premier des deux spécimens « types » de *N. bolcensis* Bergounioux, 1954 (Fig. 16 et Pl. VI, fig. 1).

Paratypes : 1) carapace dorsale, Fig. 5. Étiqueté « Type d'*Elochelys capellinii* Bergounioux, 1953 » : un des deux spécimens « types » de *N. capellinii* Bergounioux, 1954 (Pl. V), l'autre étant l'holotype de *N. nicolisii* (De Zigno, 1890).

2) N° 6809 : carapace ventrale avec plastron, Fig. 7. Restes de crâne non dégagé et d'humérus. Étiqueté « *Platyarkia bolcensis* Bergounioux, 1953 » : second des deux spécimens « types » de *N. bolcensis* Bergounioux, 1954 (Fig. 15 et Pl. VI fig. 2).

3) Un fémur gauche (étiqueté : De Zigno, 1864).

Nous n'avons pas de précision sur le lieu de provenance de ces spécimens. Il s'agit probablement de la Purga di Bolca.

Collection MCSN (Vérone) :

1) V 2354-2353 : carapace dorsale et plastron d'un individu, Fig. 55. Purga di Bolca ; trouvé par Massimiliano Ceroto en 1941.

2) V 2356 : carapace dorsale avec restes du membre postérieur droit. Purga di Bolca.

3) V 2352 : carapace dorsale avec plastron, Fig. 8 et 6 et Pl. IV, fig. 1-2. Valleco ; trouvé par Giuseppe et Massimiliano Ceroto en 1915.

1. *Nomen nudum* ; ce nom figure sur une liste sans explication, ni description, ni figuration, ni commentaire.

Source : MNHN, Paris

DESCRIPTION :

a) *Carapace dorsale en vue dorsale :*

— L'holotype (voir De Zigno 1890, Pl. 1) mesurait 239 mm de longueur médiane et 206 mm de largeur maximum : la pièce étant complètement aplatie, cette seconde mesure est probablement supérieure au réel.

Caractères : une légère encoche au bord antérieur ; nuchale à bords latéraux chevauchés entre leur tiers et leur moitié par une Marginale 1 courte et larges ; sept neurales.

Du fait de l'écrasement du spécimen, les plaques ont été disloquées ; les processus axillaires soulèvent les pleurales 1 et 2 à leur limite médiolatérale. Les processus inguinaux soulèvent les pleurales 5 médiolatéralement à leur limite avec les pleurales 4. Les ilions ont disloqué les pleurales 7 et 8. La bordure périphérique latérale chevauche partiellement les pleurales.

Les trajets exacts des sutures et sillons sont bien visibles sur la figure de De Zigno. Ils ont été mal retracés sur le moulage en plâtre de Padoue et donc sont inexacts sur la figure de Bergounioux.

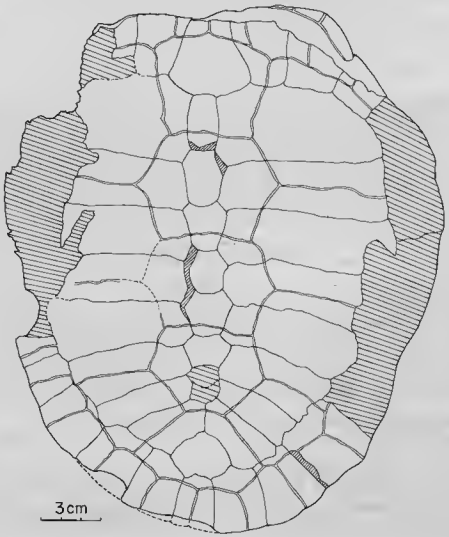



FIG. 5. — *Neochelys capellinii* (De Zigno, 1889) ; Monte-Bolca, Eocène ; ICPC, holotype de « *Neochelys capellinii* » Bergounioux, 1954, × 3/7. Carapace dorsale, face dorsale, avec la partie antérieure droite du plastron (face dorsale) apparaissant à l'avant.

Source : MNHN, Paris

Écailles : annuli de croissance très nettement visibles au bord des Vertébrales, des Costales et de certaines Marginales. Décoration faite de costulations, séparées par des sillons à peu près parallèles au départ puis s'élargissant et divergeant de l'arrière médian vers l'avant latéralement, sous les Vertébrales 4 et 5, comme chez *Pleurosternon provinciale* mais avec la différence capitale que les costulations sont beaucoup plus larges, donc moins nombreuses sous chaque écaille. Bords latéraux de la Vertébrale 1 passant latéralement en dehors des coins latéropostérieurs de la nuchale. Vertébrales plus larges que longues, mais dont les mesures exactes n'apportent rien étant donné les déformations subies par le fossile.

— Carapace dorsale de la Fig. 5 : également aplatie. Longueur conservée 246 mm : il manque environ 5 mm dans la région pygale ; largeur conservée : 214 mm. Ce spécimen est conforme à l'holotype, sauf au bord antérieur où il n'y a pas d'encoche nuchale et aux Vertébrales dont les sillons latéraux sont moins arrondis, plus rectilignes (aspect plus juvénile).

Par suite de l'écrasement, le plastron dépasse au bord antérieur de la carapace dorsale : les coins latéraux du plastron sont arrondis ; on voit les extrémités dorsales des sillons des écailles Intergulaire, Culaire gauche et Humérale gauche.

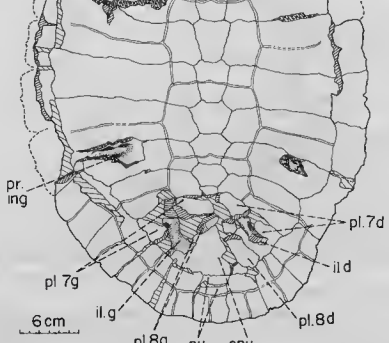



Fig. 6. — *Neochelys capellinii* ; Monte-Bolca, Valleco, Eocène, MCSN, V. 2352. × 0,21. Carapace dorsale, face dorsale.
*il. d, il. g*, ilions droit et gauche ; *pl. 7d, pl. 7g*, pleurales 7, droite et gauche ; *pl. 8d, pl. 8g*, pleurales 8, droite, et gauche ; *pr. ax*, processus axillaire ; *pr. ing*, processus inguinal ; *py*, pygale ; *spy*, suprapygale (suture avec la pleurale 8 gauche non discernable).

— Carapace V 2354, Fig. 55 : également aplatie. Une des plus petites du Monte-Bolca : longueur médiane 185 mm, sur 148 mm de largeur maximum, alors que le plus petit spécimen, ICPC 6809, a environ 178 cm de longueur médiane.

Source : MNHN, Paris

Différences avec les pièces précédentes : bord antérieur presque droit. Vertébrale 1 particulièrement étroite, ses bords latéraux frôlant les coins latéropostérieurs de la nuchale. Vertébrales suivantes (dont les proportions relatives varient, comme chez le précédent spécimen, par rapport à l'holotype) à bords latéraux presque rectilignes : c'est un caractère juvénile. Annuli de croissance à peine marqués. Pas de rugosités ou de costulations divergentes sous les Vertébrales.

— Carapace V 2356 : la plus grande de la Purga di Bolca, environ 310 mm de long et 290 mm de large. Nuchale avec une très légère encoche. Neurales postérieures indistinctes à cause de l'éclatement de la carapace au niveau du bassin. Pas de costulations divergentes sous les Vertébrales. Conforme à l'holotype, sauf pour les proportions relatives des écailles.

— Carapace V 2352, Fig. 6 et Pl. IV fig. 1 et 2 : le plus grand spécimen du Monte-Bolca (Valeco) : 410 mm de longueur sur 339 mm de largeur.

Très disloquée et incomplète à la périphérie. L'aplatissement des processus axillaires (pr. ax) a provoqué l'éclatement des pleurales 1 jusqu'à leurs 3/4 médialement ; les processus inguinaux (pr.ing.) apparaissent au bord antérieur de la pleurale 5 ; les ilions droit et gauche (il.d, il.g) apparaissent au milieu des restes de pleurales 7 et 8 (pl. 7 d, pl. 7 g, pl. 8 d, pl. 8 g) ; la suture de la suprapygale et de la pleurale 8 est indistincte.

Bord antérieur légèrement incurvé. Pas de trace d'annuli de croissance ni de costulations divergentes sous les Vertébrales.

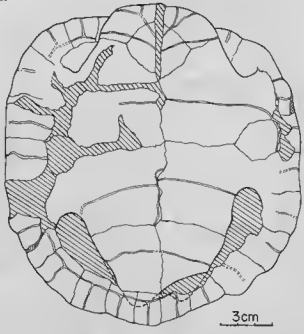



FIG. 7. — *Neochelys capellinii* (De Zigno, 1899) ; Monte-Bolca, Eocène ; IGPG, 6809. « *Neochelys bolcensis* » Bergounioux, 1954, ×3/7. Carapace dorsale avec plastron, face ventrale.

Comparaison des carapaces en vue dorsale.

— les traces d'annuli et les costulations divergentes ne sont imprimées que dans certaines conditions ;
— l'encoche nuchale peut être présente, affectant la nuchale seule ou tout le bord antérieur ; sinon le bord antérieur est droit ;
— les spécimens sont de taille variable comprise entre 178 et 410 mm de longueur : chez les plus petits, les Vertébrales ont le plus souvent des bords droits ou moins arrondis (sauf chez l'holotype), ce que je pense être un caractère juvénile, par comparaison avec les Tortues actuelles ; toutefois, seul le spécimen V 2354 est nettement juvénile avec ses Vertébrales 2 à 5 très larges et sa Vertébrale 1 étroite. Des variations de proportions relatives des Vertébrales, on ne peut tirer aucun argument taxonomique : il n'y a pas deux spécimens semblables et, en outre, la déformation éventuelle fausse toute comparaison.

Source : MNHN, Paris

b) *Carapaces, face ventrale :*

— Plastron de l'holotype inconnu.

— Spécimen I.G.P.G. 6809, Fig. 7 : carapace aplatie comportant le plastron. Longueur médiane : 181 mm, dont environ 5 mm de plastron dépassant la carapace dorsale ; soit pour celle-ci une longueur d'environ 175 mm, sur 175 mm de largeur maximum.

On remarque la longueur du rebord ventral des Marginales sur les périphériques et l'étroitesse de ces éléments.

Le plastron est relié à la carapace dorsale depuis la moitié environ des périphériques 3 jusqu'au tiers antérieur des périphériques 8.

Plastron : déplacé vers l'avant ; pointes xiphiplastrales cassées.

Mesures du plastron en mm :

| | |
|---|---|
| – longueur jusqu'au fond de l'encoche anale | 165 à 168 |
| – largeur du lobe antérieur à sa base | 50 |
| – largeur du lobe postérieur à sa base | 40 |
| – longueur du lobe antérieur jusqu'au fond des encoches axillaires et jusqu'à l'extrémité postérieure de l'entoplastron | 41 |
| – longueur de l'entoplastron | 31 |
| – distance entoplastron-sillon pectoroabdominal | 11 |

Il en ressort que le lobe antérieur est plus large à sa base que le postérieur et que l'entoplastron est presque trois fois plus long que la distance qui le sépare du sillon pectoroabdominal. Ajoutons que la longueur du pont est égale ou supérieure à celle du lobe postérieur. Lobe antérieur à bord antérieur rectiligne et angles arrondis. Entoplastron à bords postérieurs égaux aux bords antérieurs ; lobe postérieur à bords latéraux convergents vers l'arrière, légèrement arrondis.

Écailles : Gulaires atteignant presque l'entoplastron à droite mais pas à gauche où l'écaille ne s'étend que sur la moitié de l'épiplastron. Intergulaire mordant sur le quart antérieur de l'entoplastron, jusqu'à la moitié de la distance qui sépare l'extrémité supérieure de l'entoplastron et le sillon huméropectoral ; plus large antérieurement que chaque Gulaire. Sillon huméropectoral antérieur à la suture épihyoplastrale sauf au bord gauche où il la rejoint.

— Carapace V 2354 : face ventrale, Fig. 55 b : liaison plastron-carapace dorsale étendue entre le tiers antérieur des périphériques 3 (per 3) et celui des périphériques 8 (per 8).

Elle se fait grâce aux processus axillaires (pr.ax) et inguinaux (pr.ing) dont les premiers s'insèrent largement jusqu'à la moitié de la pleurale 1 (i.pr.ax). Côte de la pleurale 1 (C2) formant un bourrelet rétréci en son milieu.

Sur la pleurale 1, fortes extrémités médiales libres des côtes 1 et 2 (C1, C2) confondues à la base. Les suivantes sont beaucoup plus courtes ; on les suit jusqu'à la fin (C9, C10 sur la pleurale 10).

Insertion de l'ilion (i.il) grossièrement triangulaire à cheval sur les pleurales 7 et 8.

Comme sur le spécimen précédent, long rebord ventral des Marginales postérieures. Bord médial ventral des Marginales du pont (Fig. 55 c) se confondant avec la suture des périphériques et des hyo-hypoplastrons et traversant longitudinalement et latéralement le mésoplastron. Antérieurement, bord ventral des Marginales s'écourtant progressivement jusqu'à la nuchale.

— Plastron (V 2353), face ventrale : Fig. 55 c :

Mesures en mm :

| | |
|---|---|
| – longueur médiane jusqu'à l'encoche anale | 146 |
| – longueur médiane de l'encoche anale | 10 |
| – largeur du lobe antérieur à sa base | 84 |
| – largeur du lobe postérieur à sa base | 81 |
| – longueur du pont | 66 |
| – longueur du lobe postérieur | 50 |
| – longueur du lobe antérieur jusqu'à l'extrémité postérieure de l'entoplastron au-delà du fond des encoches axillaires | 39 |

Il en ressort les mêmes rapports de longueurs que pour le spécimen précédent.

Même morphologie générale des lobes plastraux que le spécimen précédent. En outre, encoche anale conservée ; plus large que profonde.

Source : MNHN, Paris

Écailles : Gulaires parvenant juste à la suture épientoplastrale ; Intergulaire plus large qu'elles antérieurement et se prolongeant jusqu'aux deux tiers postérieurs de la distance extrémité antérieure de l'entoplastron-sillon huméropectoral. Sillon huméropectoral totalement antérieur à la suture épihyo-plastrale.

— Plastron, face dorsale : Fig. 55 d.

Les os ne sont pas particulièrement épais ni minces, compte tenu de la taille de l'individu, et les rebords libres s'amincissent assez doucement, comme chez les Podocnemidinae actuels. Comme chez ceux-ci, une dépression d'insertion musculaire antérieure, sur chaque plastron (dep.ins.musc) juste en arrière du rebord dorsal de l'Intergulaire et de la Gulaire, est suivie d'un léger bourrelet contournant l'avant de l'entoplastron. Sur celui-ci, les crêtes d'insertions musculaires (cr.ins.musc) forment un Y à branches antérieures largement ouvertes et arrondies, émoussées et basses, entre lesquelles se situe une dépression ; la branche postérieure est plus aiguë, élevée et étroite.

Processus axillaires (pr.ax) et inguinaux (pr.ing) forts et longs. Xiphiplastrons : insertions pubiennes (i.pub) et ischiatiques (i.isch) sur de légères protubérances ; les deux premières ovales et obliques, les secondes triangulaires, non jointives.

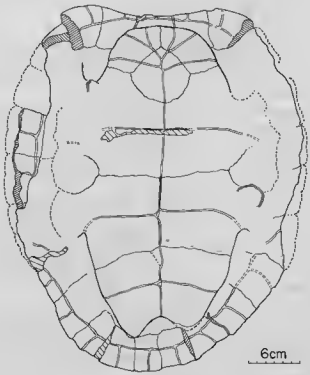



FIG. 8. — *Neochelys capellinii* ; Monte-Bolca, Valleco, Eocène ; MCSN, V. 2352, × 0,21. Carapace dorsale avec plastron, face ventrale.

— Carapace V 2352 : face ventrale et plastron, Fig. 8 et Pl. IV fig. 1.

Les ponts et la bordure périphérique correspondante sont très endommagés. Lobe antérieur : sous les Pectorales, décoration de rugosités séparées par des sillons, divergentes et rayonnant à partir de l'arrière latéral du lobe. Cette décoration est équivalente à celle observée sur la carapace dorsale de l'holotype sous les Vertébrales 4 et 5.

Mesures en mm :

| | |
|---|---|
| — longueur jusqu'au fond de l'encoche anale | 333 |
| — longueur jusqu'au bout du xiphiplastron droit | 341 + 2 ou 3 |
| — longueur jusqu'au bout du xiphiplastron gauche | 355 |
| — longueur de l'entoplastron | 66 |

Source : MNHN, Paris

La longueur de l'entoplastron représente un peu plus de deux fois la distance entoplastron-sillon pectoroabdominal. Le pont est plus long que le lobe postérieur. Notons comme différence que le lobe postérieur est plus large à sa base que l'antérieur, le fond des encoches axillaires étant plus évasé que sur le précédent spécimen; et pour les écailles : Culaire droite parvenant à l'entoplastron mais pas la Culaire gauche; Intergulaire plus large que chaque Gulaire au bord antérieur, parvenant postérieurement à peu près à mi-distance extrémité antérieure entoplastron-sillon huméropectoral, lequel est antérieur à la suture épihyoplastrale.

Comparaison des faces ventrales :

Les variations entre les trois spécimens sont faibles et je les considère comme individuelles. Certaines sont liées à la dimension : profondeur moindre des encoches axillaires chez les plus petits spécimens, et donc lobe antérieur un peu plus large à la base que le postérieur. L'aplatissement peut être responsable en partie de cette variation.

Variations individuelles notables : longueur de l'Intergulaire; longueur des Culaires qui se prolongent ou non postérieurement jusqu'à l'entoplastron, et ceci d'un seul côté seulement sur deux des spécimens; croisement tout à fait marginal éventuel du sillon huméropectoral et de la suture épihyoplastrale; bords postérieurs de l'entoplastron plus ou moins arrondis et donc plus ou moins longs.

CONCLUSION : d'après les carapaces dorsales et les plastrons, tous les spécimens du Monte-Bolca appartiennent pour moi à la même espèce *capellinii*. Notons dès à présent que cette espèce semble avoir évolué indépendamment des espèces de France et d'Espagne, puisque chez elle il n'y a pas de rencontre de l'Intergulaire et des Pectorales. En outre il n'y a jamais chevauchement de l'entoplastron par une Gulaire. Cependant il n'y a que trois spécimens de plastrons et, dans l'ensemble, cette espèce est très proche de l'espèce *eocaenica*. Seule l'espèce *arenarum* est toujours nettement distincte de l'espèce *capellinii*, par l'étroitesse de son Intergulaire et les coins anguleux et proéminents du lobe antérieur. La discussion des relations entre espèces sera faite à la fin du chapitre de *Neochelys*.

## 2 — **Neochelys « nicolisii »** (De Zigno, 1890)

*Emys nicolisii* De Zigno, 1890.
*Neochelys capellinii, pro parte, in* Bergounioux, 1954, fig. 14.

DIAGNOSE :

Carapace dorsale conforme à celles de *N. eocaenica* et *N. capellinii*. Plastron insuffisamment conservé. Je garde la distinction entre les deux espèces italiennes, les guillemets indiquant la possibilité de l'invalidité du nom de « *nicolisii* » (*nomen dubium*).

*Localité et horizon stratigraphique :*

Cava Valle près d'Avesa (Italie du Nord). Lutétien moyen.

*Matériel :*

Holotype. Coll. M.C.S.N. (Vérone), V 2346, carapace dorsale avec reste du plastron, Fig. 9 et figuré *in* De Zigno, 1890, pl. I et II.
Moulage de l'holotype. Coll. I.G.P.G. (Padoue).

DESCRIPTION :

À ma demande, le Dr Sorbini a eu l'amabilité de faire dégager la carapace de sa gangue calcaire. Malheureusement le plastron est très érodé (Fig. 9), aussi l'espèce ne peut être redéfinie. La carapace dorsale a conservé son élévation primitive (De Zigno Pl. II).

Source : MNHN, Paris

Mesures en mm :

| | |
|---|---|
| — Longueur médiane de la carapace dorsale | 236 |
| — largeur maximum à la limite des pleurales 3 et 4 | 177 |
| — hauteur maximum à la limite des pleurales 3 et 4 au centre du plastron | 89 |

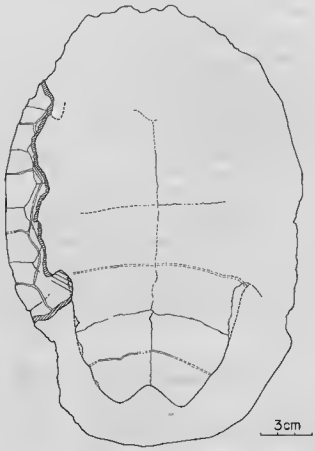



FIG. 9. — *Neochelys « nicolasii »* (De Zigno, 1890); Avesa, Lutétien; MCSN, V. 2346, holotype, × 3/7. Carapace dorsale avec reste du plastron, face ventrale.

*Caractères :*

Très légère encoche nuchale. Marginales 1 chevauchant les bords latéraux de la nuchale entre leur tiers antérieur et leur moitié, comme chez *N. capellinii* et *N. eocaenica*. Marginale 1 large (22 mm) et courte (11 mm) comme chez ces deux espèces. Traces d'annuli de croissance comme chez *N. capellinii*. Les variations des proportions relatives des Vertébrales ne peuvent être comparées à celles des autres espèces très aplaties ou déformées. Par ordre décroissant (V = Vertébrale) les longueurs sont V4 > V2 = V3 > V5 > V1, les largeurs sont V2 = V3 > V1 ≅ V4 = V5. On sait que chez les Tortues actuelles, ces proportions sont très variables individuellement d'une façon générale, et seul un grand nombre de spécimens montrerait la tendance générale des relations de proportions dans une espèce donnée.

Si je n'ai pas placé *N. « nicolisii »* dans l'espèce *capellinii*, c'est que cette carapace dorsale ne se distingue pas non plus de celle de *N. eocaenica* dont le plastron fournit les caractères spécifiques comme chez *capellinii*. En revanche, comme ces deux espèces, elle se distingue un peu de *N. arenarum* où la Marginale 1 est relativement plus étroite.

Source : MNHN, Paris

## III — LE PLUS ANCIEN REPRÉSENTANT DU GENRE : *NEOCHELYS* SP. DE DORMAAL

*Localité et horizon stratigraphique :*

Dormaal (ou Orsmaël). Belgique : Fig. 50, point 6. Gravier de base. Landénien continental, Sparnacien inférieur.

*Matériel :*

Coll. I R Sc N B (Bruxelles), récoltes 1920-1926 et récoltes de M. Nuyts (tiroirs 1, 3, 4, 5).

Plusieurs dizaines de pièces isolées plus ou moins fragmentaires, comprenant plusieurs espèces de Tortues de petites dimensions. J'ai sélectionné quelques spécimens de Pélomédusidés dont les plus beaux sont représentés Fig. 56 à 65 :

*Fouilles 1920-1926 :* un mésoplastron droit, Fig. 63 ; un xiphiplastron droit, Fig. 61 ; un entoplastron partiel, Fig. 58.

*Fouilles récentes (Nuyts) :* un épiplastron droit, Fig. 57 ; un xiphiplastron gauche, Fig. 62 ; une nuchale, Fig. 64 ; une suprapygale, Fig. 65 ; un épiplastron gauche, Fig. 56.

Ajoutons deux fragments d'épiplastrons conformes à celui de la Fig. 57, des neurales, des périphériques, un pariétal, un maxillaire, etc.

DESCRIPTION :

— Épiplastrons : deux formes différentes : l'une à bord arrondi (Fig. 57) sans discontinuité ; l'autre (Fig. 56) avec deux rebords marqués, immédiatement en avant de la limite latérale des sillons gulaire et huméropectoral. Le type à bord continu est représenté par trois spécimens sur quatre. L'Intergulaire est plus étroite antérieurement que la Gulaire sur le spécimen de la Fig. 56 ; égale ou supérieure à la Gulaire sur le spécimen de la Fig. 57.

— Xiphiplastrons : deux formes différentes : l'une à bord continu (Fig. 62) ; l'autre (Fig. 61) à rebord marqué immédiatement en avant du sillon fémoroanal. Insertions puboischiatiques similaires sur les deux formes (Fig. 61 b et 62 a). Il y a deux possibilités :

1) Deux espèces sont présentes, l'une à bord sans décrochement, l'autre avec décrochements.

2) On a deux variations individuelles d'une même espèce. Cette hypothèse est plus vraisemblable car, à Rians (France), l'espèce *arenarum* montre également sur les xiphiplastrons un rebord du sillon fémoroanal plus ou moins marqué, quoique toujours faible, ou absent (voir Pl. III fig. 13 à 16).

Fig. 59 et 60 : on a montré ce que donne l'association de l'unique entoplastron (Fig. 58) avec chaque type d'épiplastron. Dans les deux cas, la Gulaire chevauche au moins un peu l'entoplastron ; le sillon huméropectoral est antérieur à la suture épihyoplastrale.

— Nuchale : la Marginale 1, courte, plus large que longue, chevauche cette plaque sur le tiers antérieur de ses bords latéraux.

— Mésoplastron : chevauché antérieurement par la Pectorale et, latéralement, assez largement par une Marginale ; le sillon pectoroabdominal arrivait sur le mésoplastron par l'avant.

COMPARAISON :

La proportion de la Marginale 1, la position des sillons plastraux, la forme du xiphiplastron et de son encoche anale et les insertions du bassin sont conformes à ceux de *Neochelys*. Il s'agirait d'une petite espèce vraisemblablement proche de *N. arenarum* (rebords éventuels, étroitesse de l'Intergulaire, chevauchement de l'entoplastron par les Gulaires).

Remarque : l'existence de rebords épiplastraux et xiphiplastraux est également le fait de *Pélomédusidés* mal déterminés provenant du Fayum (Égypte) : « *Stereogenys* » *podocnemoides* Reinach 1903, Éocène supérieur, et « *Podocnemis* » *blankenhorni* Reinach, Oligocène. Le premier n'est pas un *Stereogenys* d'après la configuration des écailles du plastron et paraît proche de *Neochelys*. Quant au second, il a été mis en synonymie avec *Podocnemis fajumensis* par Dacqué (1912) ; il

Source : MNHN, Paris

a les caractères gulairo-intergulaires d'*Erymnochelys*, Williams (1954b) a supposé que les carapaces de l'espèce *fajumensis* avaient pu accompagner le crâne qu'il a baptisé *Dacquemys palaeomorpha*. On verra par la suite que le crâne de *Neochelys* est proche de celui d'*Erymnochelys*, lui-même allié à *Dacquemys*. Tout ceci montre les liens étroits qui réunissaient ces trois genres de la branche « érymnochélydienne ».

## IV — LES ESPÈCES DE FRANCE

On envisagera successivement : — *Neochelys arenarum* n. sp.
— le « complexe » *N. eocaenica*.
— ? *N. montolivensis*.

### Première espèce de France : *Neochelys arenarum* n. sp.[1]

A — **Diagnose :**

Espèce dont les plus grands spécimens connus atteignent les dimensions modérées d'environ 25 cm de longueur de carapace. Bord antérieur de la carapace dorsale limité par les coins très marqués que forment les périphériques 2 à la limite marginale (ou juste médialement à cette limite) des écailles $M_2$ et $M_3$. Marginale I plus large que longue (largeur inférieure à deux fois la longueur), à bord antérieur court et bord latéral généralement très arrondi vers l'extérieur, chevauchant la nuchale sur environ 3/7 de son bord latéral (soit un peu plus du tiers antérieur mais moins de la moitié). Six neurales.

Lobe antérieur du plastron trapézoïdal avec angles antérieurs formant des coins accusés, non arrondis, recourbés vers le haut. Longueur de l'entoplastron égale ou presque à la distance qui le sépare de la suture hyohypoplastrale, et un peu supérieure ou égale à deux fois la distance qui le sépare du sillon pectoroabdominal. Gulaires atteignant et chevauchant toujours un peu l'entoplastron. Intergulaire plus étroite que les Gulaires au bord antérieur, se prolongeant médialement : au moins sur les 2/3 antérieurs de la distance entre la partie antérieure de l'entoplastron et le sillon huméropectoral, au plus jusqu'au dit sillon que l'Intergulaire atteint par sa partie postérieure, pour former avec les Pectorales un V relativement étroit.

Localité et horizon stratigraphique :

Rians (Var), point 10 de la Figure 53, Région 6 (Provence) de la figure 49. Formation des sables bleutés du Var. Synclinal de Rians. Sparnacien.

Matériel répertorié : Coll. MNHN, 140 spécimens environ.

Holotype RI 45 ; carapace dorsale avec plastron, Fig. 10, 11 et Pl. II fig. 10-11, Pl. V fig. 10.

Hypodigmes : parmi les nombreux restes cités : *a*) cinq crânes RI 4, RI 5, RI 6, RI 7, RI 18, plus ou moins complets, *b*) quatre fragments de mandibules RI 40 à RI 44 ; *c*) une carapace presque complète RI 135 et une autre presque réduite à son moule interne RI 46 ; de nombreux restes divers de carapaces dorsales et de plastrons ; *d*) quelques fragments d'os des membres et ceintures. Les hypodigmes sont numérotés RI 1 à RI 44 et RI 46 à RI 135.

B — **Description :**

1) CARAPACE :

a) *Carapace dorsale.*

— *Face dorsale* : Holotype Fig. 10 et Pl. II fig. 10. Aux caractères de la diagnose on ajoutera quelques observations : le spécimen a presque conservé sa forme originelle : il est légèrement com-

1. « *arenarum* » : « des sables », pour rappeler la Formation des sables bleutés du Var d'où provient l'espèce.

Source : MNHN, Paris

primé latéralement et obliquement ; la bordure antérieure est déportée sur la droite et la bordure postérieure sur la gauche ; d'après le bassin resté en place (Pl. V, fig. 10), la partie postérieure est un peu aplatie. Tous les spécimens conservés ont les mêmes caractères, à peu de chose près, que l'holotype décrit ci-après :

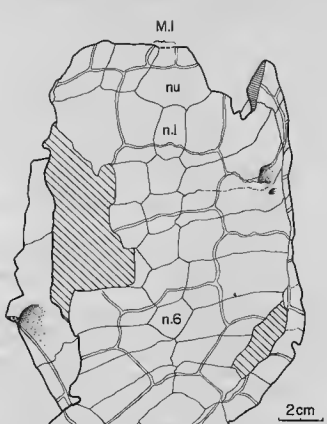



FIG. 10. — *Neochelys arenarum* n. sp. ; Rians, Sparnacien ; MNHN, RI 45, holotype, × 4/7. Carapace dorsale, face dorsale.
*M. I*, Marginale 1 ; *M. 11* ; Marginale 11 ; *n. I*, *n. 6*, neurales 1 et 6 ; *nu*, nuchale ; *per. 11*, périphérique 11 ; *py*, pygale.

Aspect général : carapace presque rectangulaire, haute, bombée sans carène dorsale. Bord antérieur légèrement incurvé. Bordure postérieure légèrement redressée à contours sinueux ou presque dentés par les coins que forment les périphériques 9 à 11 à la limite marginale des Marginales 10 à 12 (le fond des sinuosités se plaçant à cheval sur la suture des deux périphériques consécutives).

Mesures en mm :

| | |
|---|---|
| — Longueur médiane de la carapace dorsale | 190 |
| — Largeur maximum (à la périphérique 9) estimée à | 140 |
| — Hauteur maximum (à mi-longueur du plastron) | 75 |

Certains spécimens sont plus grands (maximum de longueur estimé à 250 mm) : périphérique RI 76, pleurale RI 80, lobe antérieur plastral RI 24, etc. L'épaisseur des os n'est pas considérable : 3 mm pour les pleurales de RI 45 ; 4 mm d'épaisseur maximum pour la plus grande pleurale RI 80. Notons que les pleurales postérieures sont plus épaisses.

— Décoration : comme chez *N. capellinii* : 1) des annuli de croissance côtelés visibles postérieurement sous les Marginales postérieures ; 2) des costulations divergentes sous les Vertébrales, partant

Source : MNHN, Paris

du centre du bord postérieur de l'écaille, et sous les Costales à leur bord antéromédial, rejoignant les annuli latéraux. Sur l'holotype, les côtes sont bien visibles sous les Vertébrales 4 et 5 et les Costales 1, 3 et 4. Sept autres spécimens fragmentaires portent également de telles costulations sur la totalité de leur surface (pygales, neurales, pleurales, périphériques), mais généralement elles sont imperceptibles à l'œil nu ou absentes. Elles sont peu nombreuses, larges et s'élargissent antérieurement, sans se ramifier, sous les Vertébrales (aspect de divergence). Rappelons que cette décoration n'est pas propre à *Neochelys* et qu'on la retrouve chez *Erymnochelys* jeune, avec une largeur des costulations relativement égale à celle de *Neochelys*. On la trouve chez de très nombreuses espèces d'autres groupes, avec ses caractéristiques quant à la largeur des éléments, par exemple chez *Polysternon* étudié précédemment et chez *Chelydropsis*, Cryptodire étudié ultérieurement ; on trouve des costulations de dimensions équivalentes à celles de *Neochelys* mais très fortes et épaisses sur des plaques elles-mêmes très épaisses, dans les restes d'un Pélomédusidé du Crétacé supérieur (Sénonien) d'In Beceten (Niger), comportant d'autre part des épiplastrons à schéma Culaire-Intergulaire « érymnochélydien » ; je pense donc qu'ici la décoration est l'indice de relations phylétiques. Toutefois, on remarquera que cette décoration peut aussi se présenter chez *Podocnemis*, mais d'une façon très atténuée (*P. lewyana*), ce qui traduit probablement les relations entre tous les « *Podocnemis* » (s.l.) à l'origine.

— Nuchale : plus large que longue (cinq spécimens), éventuellement plus longue que large (RI 10). Son bord antérieur avec une légère encoche.

— Neurales : six d'après les quatre spécimens (trois carapaces et une pleurale 7 reconnaissable à la trace de l'ilion). La première est plus longue que large, les suivantes (2 à 5), hexagonales à petits côtés latéroantérieurs, sont en général plus larges que longues mais pas toujours (RI 111 et 113 par ex.) ; la dernière, pentagonale, plus large que longue.

— Pleurales : l'holotype, déformé à droite et ayant subi une morsure animale, a des pleurales 2 et 3 particulièrement courtes, ce qui fait que la pleurale 1 est plus longue qu'elles deux réunies. C'est un accident par comparaison avec le côté gauche et les autres spécimens, mais c'est à souligner afin de ne pas se fonder sur un seul spécimen lors d'une comparaison avec un autre genre (*Taphrosphys*, *Palaeaspis*), où la pleurale 1 est régulièrement plus longue que les deux suivantes réunies.

— Périphériques : la troisième porte l'amorce du processus axillaire, la huitième celle du processus inguinal.

— Pygale : pentagonale, plus large que longue.

— Marginales. Marginale 1 (RI 45) : longueur maximum, 10 mm ; largeur maximum, à mi-longueur, 13 mm ; largeur antérieure, 9,5 mm. Elle chevauche la nuchale sur 9,5 mm, soit 39,5 % du bord latéral de la nuchale (24 mm, par projection entre les points extrêmes). Chez les huit autres spécimens (nuchales isolées, périphériques 1 isolées ou les 2 associées), le chevauchement varie entre le tiers et la moitié du bord nuchal, le plus souvent aux environs des 3/7 (43 %). Toutefois le spécimen RI 87 fait exception, la partie nuchale chevauchée étant égale à la partie postérieure. Il y a donc dix spécimens sur onze pour lesquels le chevauchement de la nuchale par la Marginale est d'un tiers à un demi. Le bord antérieur de la Marginale 1 est étroit et le bord latéral est arrondi : l'écaille ne recouvre qu'à peine la périphérique 1 et particulièrement au bord antérieur, chez les dix spécimens conservés. Le bord postérieur est arrondi, de même que chez les quatre autres spécimens où la nuchale est conservée.

Marginale 2 : très large (28 mm) du fait de l'étroitesse de la première, c'est-à-dire du double de la largeur de $M_1$ ; courte, mais moins que $M_1$ (la bordure marginale s'allongeant vers l'arrière de la carapace). Il en est de même chez tous les autres spécimens. Après la nuchale, les Marginales chevauchent les périphériques exclusivement, jusqu'à la pygale comprise, se rapprochant seulement des pleurales dans la partie moyenne, s'en écartant dans la partie postérieure.

— Vertébrales : mêmes proportions relatives que chez *N. capellinii*, avec le même ordre de variation des proportions des écailles les unes par rapport aux autres, et la même imprécision sur leurs proportions réelles, par suite des déformations subies au cours de la fossilisation.

Source : MNHN, Paris

*Face ventrale :*

– Processus axillaires (Fig. 11 et Pl. II fig. 11, Pl. II fig. 8) très développés mais relativement minces ; leur développement est comparable à celui de *Ptychogaster*, Cryptodire également aquatique, et bombé comme *Neochelys*, mais ici, comme chez *Podocnemis*, ils s'étendent depuis la moitié environ de la périphérique 3 (sept spécimens) jusque sur la moitié environ de la pleurale 1 (trois spécimens où elle est conservée).

– Processus ilioaux (Fig. 11 et Pl. II fig. 11) très développés également et relativement minces, s'étendant à partir de la moitié de la périphérique 8 jusqu'au quart latéral de la pleurale 5 : ceci n'est pas visible sur l'holotype, non dégagé entièrement, mais sur les carapaces RI 135 et RI 46.

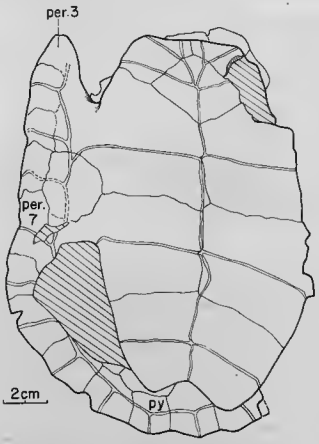



FIG. 11. – *Neochelys arenarum* n. sp.; Rians, Sparnacien; MNHN, RI 45, holotype, × 4/7. Carapace dorsale avec plastron, face ventrale. *per. 3*, *per. 7*, périphériques 3 et 7 ; *py.* pygale.

– Apophyses costales ou extrémités médiales libres de côtes : trapues et courtes comme chez *Podocnemis* (RI 46 et RI 135).

– Ilions : insérés par leur sommet sous les pleurales 7 et 8 (Pl. V fig. 10). L'insertion ilienne est triangulaire, conforme à celle d'*Erymnochelys*, la forme du triangle variant individuellement un peu : RI 135, 46, 81, 78 et 30.

Remarque. Le spécimen RI 135 est le seul dont on ait les faces interne et externe, en plus du moulage naturel de la face interne. Cette pièce, trouvée par Ménessier, était très fragile et fractionnée, de sorte qu'une partie des plaques se trouvait appliquée au moulage naturel, l'autre incluse dans la gangue séparée du moulage. Comme l'os se cassait en de multiples parallélépipèdes, on a utilisé la résine synthétique pour sauver la pièce. Après avoir soigneusement encollé, dégagé, photographié, moulé et reproduit sur plâtre la face interne ventrale de la carapace dorsale, celle-ci fut remplie de résine par les soins de M. Verbeke. Cela posait des problèmes étant donné la masse considérable de résine, du fait de la courbure pro-

Source : MNHN, Paris

noncée, et l'encollage préliminaire a suscité par places réduites quelques petits décollements. Puis la surface de la résine fut polie, ce qui permet de voir la face ventrale par transparence. Enfin j'ai pu dégager toute la face dorsale, l'os très mince restant bien pris dans la résine. Le reste de la carapace est resté appliqué au moulage naturel, qui porte en outre le plastron. Il serait utile de pouvoir effectuer cette opération sur toutes les Tortues dont on veut connaître les deux faces qui posent des problèmes de fragilité. Souvent les diagnoses sont incomplètes du fait de la non connaissance de détails internes.

D) *Plastron.* Fig. 11, holotype RI 45 et Pl. II fig. 11.

— Aspect général : plus court que la carapace antérieurement et postérieurement. Encoches axillaires et inguinales profondes et larges. Lobes antérieur et postérieur bien délimités à leur base.

Mesures en mm : en raison des dissymétries, elles sont prises médialement jusqu'aux sillons ou sutures les plus reculées vers l'arrière.

| | |
|---|---|
| — Longueur médiane | 158 |
| — Longueur jusqu'à la pointe xiphiplastrale droite | 165 |
| — Largeur du lobe antérieur à sa base | 92 |
| — Largeur du lobe postérieur à sa base | 97 |
| — Longueur médiane du lobe antérieur par rapport à sa base | 42 |
| — Longueur médiane du lobe postérieur par rapport à sa base | 56 |
| — Longueur de la symphyse épiplastrale | 80 |
| — Longueur de l'entoplastron | 36 |
| — Distance bord antérieur-sillon huméropectoral | 27 |
| — Distance entoplastron-sillon pectoroabdominal droit | 14 |
| — Distance entoplastron-suture hyohypoplastrale droite | 40 |

— Décoration : outre celle habituelle aux Pelomedusidae (fins sillons vasculaires dichotomisés), présence de granulations (comme chez *Erymnochelys*) et de costulations divergentes à peine perceptibles à l'œil nu sous les écailles Pectorales et Abdominales. Cette décoration n'est visible que sur l'holotype, les autres spécimens de plastron étant trop altérés.

*Face ventrale :*

Lobe antérieur : recourbé vers le haut, ses coins antérieurs accusés également courbés vers le haut et le milieu ; bord antérieur rectiligne (un peu proéminent à l'Intergulaire sur d'autres spécimens, ex. Fig. 12a). La pointe postérieure de l'entoplastron dépasse un peu en arrière la transversale du fond des encoches axillaires (en général, sur les autres spécimens, cette pointe est alignée sur elles).

Je reprends ici les caractères de la diagnose pour montrer le nombre de spécimens possédant les différentes variations, lesquels sont soit des plastrons complets, soit des lobes antérieurs seuls, soit des épiplastrons ou des entoplastrons isolés :

— Intergulaire moins large que chaque Gulaire au bord antérieur : tous les spécimens (treize) dont deux où ces écailles sont presque égales en largeur.

— Gulaires (dont les limites avec les Humérales se terminent ventralement aux coins du lobe et se poursuivent dorsalement sur le bourrelet de ces coins) chevauchant un peu l'entoplastron : les quinze spécimens concernés.

— Intergulaire plus ou moins prolongée sur l'entoplastron :

— en direction du sillon huméropectoral sans l'atteindre : trois sur neuf spécimens (voir Fig. 12e et 12d, la première montrant la plus courte Intergulaire du gisement couvrant médialement les 2/3 antérieurs de l'entoplastron) ;

— jusqu'au sillon huméropectoral : les six autres spécimens, avec toutes les variations de largeur de rencontre Intergulaire-Pectorales, comprises entre un point de contact (Fig. 12b) et une large séparation des Humérales (Fig. 12a) ; dans ce dernier cas (deux spécimens) l'Intergulaire couvre 1/5 à 1/6 de la largeur de l'entoplastron à l'intersection du sillon huméropectoral et de la suture latéro-antérieure de cet os.

— Longueur de l'entoplastron égale à la distance qui le sépare de la suture hyohypoplastrale : les cinq spécimens concernés.

Source : MNHN, Paris

— Longueur de l'entoplastron égale à : 1) deux fois la distance qui le sépare du sillon pectoro-abdominal : trois spécimens ; 2) un peu supérieure à cette distance : un spécimen (Fig. 11) dont l'entoplastron mesure 47 mm, la distance étant de 22 mm.

— Sillon huméropectoral antérieur à la suture épihyoplastrale : dix spécimens ;

sillon et suture presque jointifs au bord latéral : un spécimen (RI 26).

— Longueur de la symphyse épiplastrale à peu près égale au tiers de la distance entre le bord antérieur et le sillon huméropectoral (six). Ex. RI 26, 10 mm/33 mm = un peu inférieure au tiers.

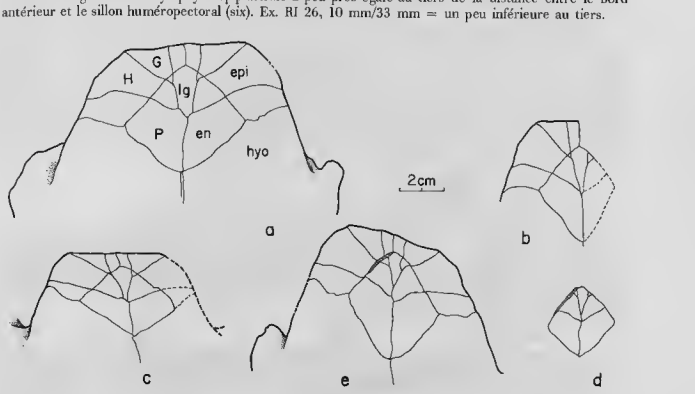



FIG. 12. — *Neochelys arenarum* n. sp. ; Rians, Sparnacien ; MNHN, hypodigmes.
Variations de longueur et de largeur de l'écaille Intergulaire, × 4/7.
a : RI 24 ; b : RI 45 ; c : RI 26 ; d : RI 3 ; e : RI 25.
*en*, entoplastron ; *epi*, épiplastron ; *G*, Gulaire ; *H*, Humérale ; *hyo*, hyoplastron ; *Ig*, Intergulaire ; *P*, Pectorale.

Mesoplastrons : les dix spécimens concernés sont largement traversés longitudinalement par le sillon marginaloabdominal. Chez l'holotype, les Marginales 6 et 7 se rencontrent sur le mésoplastron, mais c'est une anomalie due au déplacement de la Marginale 7 vers l'avant, à la suite de la morsure de l'animal évoquée précédemment ; chez les autres spécimens, seule la Marginale 6 chevauche le mésoplastron. En outre sur l'holotype, le sillon pectoroabdominal passe sur le mésoplastron à l'avant, alors que sur les autres échantillons il s'arrête juste à la suture antérieure de l'os.

Xiphiplastrons : Encoche anale de forme très variable, complète sur onze spécimens : Les variations sont montrées Fig. 11 (holotype) et Pl. III fig. 13 à 16 : longue ou courte, large ou étroite, droite ou courbe, la forme est indépendante de l'âge ; ex. : RI 121, plus petit que RI 36, fig. 14, a une encoche plus longue que ce dernier. De ce fait, la pointe des xiphiplastrons est plus ou moins aiguë et courbe, les deux os étant eux-mêmes larges ou étroits les uns par rapport aux autres, en regard de leur longueur. Leur bord latéral est continu (Pl. III fig. 16) ou interrompu par un décrochement à la limite du sillon fémoroanal (Pl. III fig. 13 et 15). Toutefois, dans l'ensemble, l'encoche anale est relativement grande et large par rapport à d'autres genres de Pelomedusidae, et les bords latéraux du lobe postérieur sont arrondis.

Source : MNHN, Paris

*Face dorsale :*

La Planche II fig. 8 montre le recourbement dorsal des deux coins du lobe antérieur et le bourrelet sur lequel l'Intergulaire joint l'Humérale. La symphyse épiplastrale est plus ou moins épaissie. Entre l'épaississement et les bourrelets marginaux, deux très légers creux d'insertions musculaires. Crêtes entoplastrales très faibles, en Y à branches antérieures émoussées, arrondies, largement ouvertes et branche postérieure plus étroite et aiguë, se prolongeant éventuellement antérieurement pour former un trident.

Forme des insertions du bassin variable (voir Pl. III fig. 13 à 16) : l'insertion pubienne est ovale ou ronde, large ou étroite; chez les petits spécimens elle est déjà soit arrondie (fig. 14), soit ovale, mais courte (RI 121). Elle s'allonge avec la croissance (fig. 15-16 et enfin fig. 13, un des plus grands spécimens). L'insertion ischiatique a la forme d'un triangle rectangle à petit côté latéral, grand côté antérieur plus ou moins oblique médiolatéralement, l'hypothénuse étant postéromédiale. En grandissant, le petit côté s'accroît relativement moins que les deux autres. Les deux insertions ischiatiques sont toujours bien séparées l'une de l'autre, quoiqu'elles atteignent presque la ligne médiane, par ex. chez RI 37, Pl. III fig. 13. Les deux ischions ne se touchent pas inféromédialement, en tout cas pas chez l'holotype où le bassin est conservé en place.

2) MEMBRES ET CEINTURES.

Peu d'os en ont été dégagés, incomplets presque tous.

Ceinture pectorale : Scapuloprocoracoïde (Pl. II fig. 9) : par la participation de la facette d'insertion du coracoïde (i.co) à la cavité glénoïde (glen), il diffère peu des actuels Podocnemidinae. On remarque que la scapula (Sc) est brisée, si bien que l'on n'est pas sûr de l'orientation de cet os par rapport au procoracoïde (p.co); sur un spécimen un peu plus grand (RI 45) l'angle entre les deux branches, scapulaire et procoracoïdienne, est plus ouvert que sur celui qui est figuré. Dans l'ensemble, la morphologie est comparable à celle d'*Erymnochelys*.

*Membres :*

— Membre antérieur : j'ai figuré (Pl. II fig. 3) un humérus (hum), que l'on reconnaît à sa gouttière ectépicondylaire (gout. ect), en connexion avec le radius (rad) et l'ulna (uln), afin de montrer que les os n'ont pas été remaniés ni brutalement déplacés : les trois os sont juxtaposés et parfaitement séparables les uns des autres.

— Membre postérieur : d'autres exemples d'os en connexion sont celui du spécimen RI 34, où quatre tarsiens (dont l'astragale) et les métatarsiens 2 à 5 sont en place les uns par rapport aux autres, et celui du spécimen RI 31-33, constitué du fémur (sans la tête) et du tibia associés.

On ne remarque pas de différence anatomique entre ces os et ceux des *Podocnemis* (s.l.) actuels, mais ils paraissent relativement trapus et épais dans les diaphyses et plus graciles dans les têtes, étroites.

3) CRÂNE.

Des cinq crânes conservés, l'un n'est pas encore dégagé (RI 18) mais a l'intérêt d'être sectionné de sorte qu'il montre la face ventrale du toit crânien. Un autre, éclaté dorsalement, montre le moulage endocrânien. Tous les spécimens sont incomplets, déformés et aplatis en biais : le spécimen figuré RI 7 (Pl. II fig. 1-2) est déformé en hauteur, son toit étant aplati dorsoventralement et déporté sur la droite. Le spécimen RI 4 est, au contraire, comprimé latéralement et biseauté antérieurement. C'est lui qui donne la meilleure idée de l'aspect général du crâne de l'espèce et permet de corriger l'impression donnée par les proportions excessivement larges du spécimen figuré.

DESCRIPTION, d'après les cinq spécimens.

a) *Aspect général.*

Crâne allongé à museau triangulaire tronqué antérieurement et à bords latéraux presque parallèles.

Source : MNHN, Paris

*Face dorsale :* Fig. 13 et Pl. II, fig. 1.

— Orbites (orb) latérales et à peine orientées vers le haut, leur bord inférieur à peine visible en vue dorsale, relativement grandes, à peine plus longues que hautes.

— Narine externe à peine plus étroite que l'espace interorbitaire, relativement petite, quasiment verticale, les préfrontaux (pf) étant prolongés jusqu'à la verticale du bord antérieur des maxillaires, les prémaxillaires les dépassant à peine antérieurement.

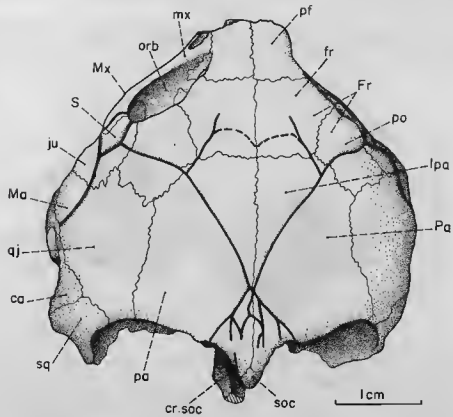



Fig. 13. — *Neochelys arenarum* n. sp.; Rians, Sparnacien; coll. MNHN, RI 6, hypodigme, × 9/4. Crâne, face dorsale.
*ca*, carré; *cr. soc*, *crista supraoccipitalis*; *fr*, frontal; *Fr*, écaille Frontale; *Ipa*, écaille Interpariétale; *ju*, jugal; *Ma*, écaille Massétérienne; *mx*, maxillaire; *Mx*, écaille Maxillaire; *orb*, orbite; *pa*, pariétal; *Pa*, écaille Pariétale; *pf*, préfrontal; *po*, postorbitaire; *qj*, quadratojugal; *S*, écaille Suboculaire; *soc*, supraoccipital; *sq*, squamosal.

— Espace antéorbitaire (processus ascendant antérieur du maxillaire) très court : un peu plus du tiers de la longueur de l'orbite, moins de sa moitié.

— Espace interorbitaire légèrement convexe sans gouttière longitudinale (contrairement au seul *Podocnemis* s.s.), relativement large, à peu près égal à la hauteur de l'orbite, mais étroit par rapport à la largeur postérieure du crâne.

— Couverture temporale supérieure presque complète, prolongée latéralement au moins jusqu'à la transversale du bord postérieur du *cavum tympani* et se prolongeant davantage médialement jusqu'à la crête supraoccipitale (cr.soc.); son bord postérieur légèrement arrondi médialement; du fait de cette couverture temporale assez complète, échancrure postérieure relativement faible.

— Crête supraoccipitale relativement courte d'après les spécimens RI 4 et RI 6; à sa racine dorsale elle est bien recouverte par les pariétaux (par) et apparaît peu entre eux (soc).

Source : MNHN, Paris

*Face latérale* : Fig. 14.

— Narine (nar) à peine échancrée (RI 4) ou non échancrée (RI 6) latéralement. Pas de bec prémaxillaire vers le bas.

— Maxillaire (mx) bas au-dessous de l'orbite.

— Échancrure latérale ventrale donnant sur la « fosse temporale » inférieure (f.te.i) modérée, mais assez forte pour que le contact jugal-carré soit rompu, atteignant juste ou dépassant à peine en hauteur celle du bord inférieur de l'orbite (orb) et la moitié de la hauteur du *cavum tympani* (cav. tymp.), c'est-à-dire du méat autitif.

Chez *Podocnemis*, la hauteur de l'échancrure est à peu près égale à la hauteur du méat auditif sauf peut-être chez *P. vogli*; chez *Peltocephalus dumeriliana*, elle est égale au quart de la hauteur de méat et, chez *Erymnochelys madagascariensis*, elle varie entre le quart et le tiers de celle du méat.

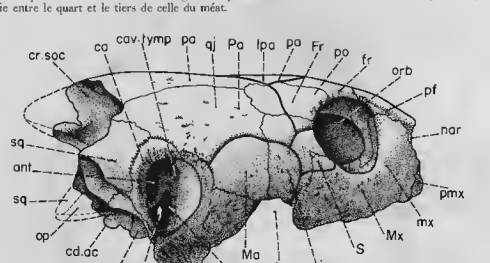



FIG. 14. — *Neochelys arenarum* n. sp. ; Rians, Sparnacien; MNHN, RI 6, hypodigme; × 9/4. Crâne, face latérale droite.
*ant*, *antrum postoticum*; *ca*, carré ; *cav. tymp*, *cavum tympani*; *cd. md*, *condylus mandibularis* (du carré) ; *cd. oc*, *condylus occipitalis* ; *cr. soc*, *crista supraoccipitalis* ; *for. col*, foramen collumellaire ; *f. pcol*, fosse précollumellaire ; *f. te. i*, *fossa temporalis inferior*; *fr*, frontal; *Fr*, écaille Frontale ; *Ipa*, écaille Interpariétale ; *ju*, jugal ; *Ma*, écaille Massétérienne ; *mx*, maxillaire ; *Mx*, écaille Maxillaire ; *nar*, narine externe ; *orb*, orbite ; *op*, opisthotique ; *pa*, pariétal ; *Pa*, écaille Pariétale ; *pf*, préfrontal ; *pmx*, prémaxillaire ; *po*, postorbitaire ; *pr. art*, *processus articularis* (carré) ; *qj*, quadratojugal ; *S*, écaille Suboculaire ; *sq*, squamosal.

— *Cavum tympani* arrondi, petit, plus haut que long sur un côté déformé de deux spécimens (Fig. 14), mais, d'après les autres spécimens, aussi long que haut et de toute façon moins grand que les orbites.

Mesures en mm (cf. tableau 1).

De la comparaison des mesures des orbites, méats auditifs et narine externe des quatre spécimens, et en tenant compte pour chaque orifice des deux mesures effectuées (hauteur et longueur ou largeur), il apparaît que ces éléments sont, du plus grand au plus petit : l'orbite, le méat auditif, l'espace interorbitaire, la narine externe, cette dernière pouvant être aussi large et haute que la largeur de l'espace interorbitaire (RI 6).

D'après quelques comparaisons effectuées sur les espèces actuelles de Pelomedusidae, il apparaît que les proportions de ces quatre éléments varient spécifiquement et même intraspécifiquement avec la croissance dans une certaine mesure. Toutefois, chez *Podocnemis* s.s., l'espace interorbitaire est toujours étroit et c'est toujours la plus petite dimension des quatre,

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 1. — (Mesures en mm). Crânes de *Neochelys arenarum* n. sp. Étant donné les déformations subies par les crânes et le dégagement incomplet de certains spécimens, les quelques mesures données le sont à titre indicatif (au millimètre près, ou à 2 mm près dans les cas marqués du signe env. (environ). Ces mesures ne sont pas considérablement affectées par les déformations des crânes, en tout pas pas suffisamment pour qu'on ne puisse en tirer quelques conclusions.

| | | côté gauche | | côté droit | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | hauteur | longueur | hauteur | longueur |
| orbite | RI 6 | 10 | 12 | 9,5 | 10,5 |
| | RI 7 | 8 | 12 | | |
| | RI 4 | 7,5 | 11 | 7,5 | 8,5 |
| | RI 5 | | | 8 | 9 |
| méat auditif | RI 6 | 10 | 7 | 10 | 7 |
| | RI 7 | 8 | 6 | | |
| | RI 4 | 7,5 | 5,5 | 7,5 | 6,5 |
| | RI 5 | | | 7 | 7 |
| | | hauteur | | largeur | |
| narine | RI 6 | 7 | | 9 | |
| | RI 7 | | | | |
| | RI 4 | 5 env. | | 6 | |
| | RI 5 | | | 6 | |

| | RI 6 | RI 7 | RI 4 | RI 5 |
|---|---|---|---|---|
| Longueur du crâne jusqu'au condyle occipital | 40 | 38 env. | 36(max) | 31(max) |
| Largeur du crâne aux carrés (processus articulaires) | 35 | 31 | 28 | 26 |
| Pourcentage largeur sur longueur du crâne | 87,5 | 81,5 | 77 env. | 83 env. |
| Largeur minimum de l'espace interorbitaire | 9 | | 9 | 7,5 |
| Longueur médiale dorsale du pariétal | 24 | 21 à 25 env. | 24(max) | 17(max) |
| Largeur du palais à la suture des palatins, jugaux et ptérygoïdes | 20 | 19 | 16 | 17 |
| Longueur du museau jusqu'à la suture palatins - ptérygoïdes | 17 | 16 env. | 14 | 13 env. |

Source : MNHN, Paris

alors que chez *Erymnochelys* et *Peltocephalus*, comme chez *Neochelys arenarum*, le plus petit élément est la narine. Chez *Peltocephalus*, le plus grand élément est l'espace interorbitaire, ce qui arrive également parfois chez *Erymnochelys* (d'autant plus que le crâne est grand), genre chez lequel de toute façon sa largeur est toujours supérieure à la largeur ou à la hauteur du méat et de la narine. Chez *Peltocephalus*, l'orbite est petite, juste supérieure à la narine, ce qui n'est jamais le cas chez les trois autres genres. *Neochelys* n'est pas très différent par ces proportions des Pelomedusidae actuels de taille comparable : *Pelomedusa*, *Pelusios* petit (ex., *castaneus*), *Podocnemis lewyana* et *P. unifilis* jeune, sauf par l'espace interorbitaire, toujours un peu plus large que la narine dans sa plus grande dimension, comme chez *Erymnochelys* et *Peltocephalus*.

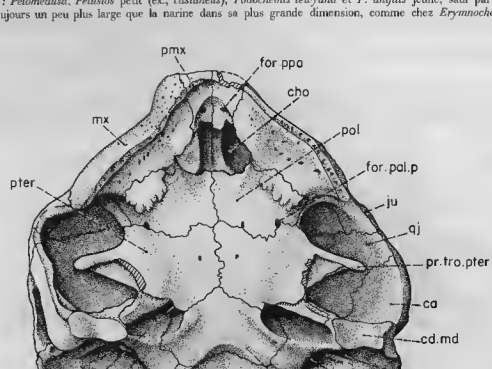



FIG. 15. — *Neochelys arenarum* n. sp.; Rians, Sparnacien; MNHN, Rl 6, hypodigme, × 9/4. Crâne, face ventrale.
Voir légende figure 13 et : *boc*, basocipital; *bs*, basisphénoïde; *cd. md*, *condylus mandibularis*; *cd. oc*, *condylus occipitalis*; *cho*, choanes; *ex*, exoccipital; *fe. pot fenestra postotica*; *for. pal. p*, *foramen palatinum posterius*; *for. post. car*, *foramen posterior canalis carotici interni*; *for. ppa*, *foramen praepalatinum*; *gout. col*, gouttière collumellaire; *op*, opisthotique; *pal*, palatin; *pmx*, prémaxillaire; *pr. tro. pter*, *processus trochlearis pregorygoidei*; *pter*, ptérygoïde.

*Face ventrale :* Fig. 15 et Pl. II fig. 2.

– Longueur du palais jusqu'à la suture palatino-ptérygoïdienne plus courte que la longueur de cette suture (voir tableau 1). *Neochelys* a un palais aussi court que *Pelusios casteneus* et *Pelomedusa*. Tous les autres Pélomédusidés actuels examinés ont une longueur de museau supérieure à sa largeur à la suture palatino-ptérygoïdienne et particulièrement *Erymnochelys* (Pl. III, Fig. 1) et *Peltocephalus* (Pl. IV, Fig. 3), quelles que soient les proportions de largeur du crâne, mesurée aux bords latéro-inférieurs des carrés, par rapport à la longueur totale jusqu'au condyle (crânes courts ou étroits).

– Choanes (cho) confluentes en un trapèze, non divisées par un vomer ou par un septum palatin. Les prémaxillaires (pmx), séparant largement les maxillaires (mx), en forment le bord antérieur. Notons

Source : MNHN, Paris

à ce propos que chez *Erymnochelys* (voir Pl. III fig. 1) il arrive que les maxillaires se joignent en arrière des prémaxillaires, bordant la choane antérieurement : ce n'est pas le cas de *N. arenarum*.

— Surface triturante lisse, sans crête ; son bord médial limitant antérieurement, en avant des choanes, une concavité prémaxillaire constituée comme chez *Erymnochelys* ; on y trouve les *foramina praepalatina* (for. ppa) ; postérieurement aux choanes, la surface triturante se termine par une arête festonnée sur les palatins (pal). Pas de fosse prémaxillaire profonde pour loger un bec mandibulaire.

— Processus trochléaires ptérygoïdiens (pr.tro.pter) bien latéraux et grands, transversaux comme chez *Podocnemis*, *Erymnochelys* et *Stereogenys* (du Fayum), leur face antérieure non inclinée fortement vers l'arrière comme chez la plupart des Pelomedusidae : *Pelusios*, *Pelomedusa*, *Dacquemys* (Fayum), *Peltocephalus*, *Nigeremys*[1] (Niger).

— Canaux de la carotide interne élargis ventralement, s'ouvrant à l'extérieur par de vastes entonnoirs. Le foramen postérieur du canal de la carotide interne (for.post.car), qui s'ouvre au fond de l'entonnoir, est lui-même large. Ailes ptérygoïdiennes (bord latéral du ptérygoïde à partir du processus trochléaire, vers l'arrière) brisées à leur base sur le spécimen figuré, complètes sur les échantillons Rl 4 et Rl 7 : elles ne recouvrent postérieurement qu'à peine (Rl 4) ou pas du tout (Rl 6) le canal carotidien.

— Condyles mandibulaires (cd.md) des carrés bien antérieurs au condyle occipital (cd.oc), situés sur la même transversale que les entonnoirs des canaux carotidiens.

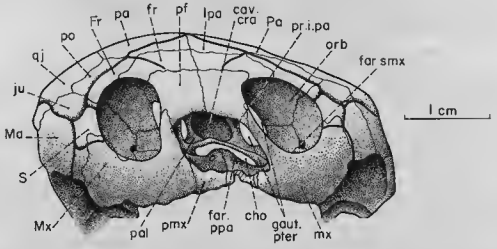



FIG. 16. — *Neochelys arenarum* n. sp. ; Ruans, Sparnacien, MNHN, Rl 6, hypodigme, × 9/4. Crâne, face antérieure.
Voir légende fig. 14 et : *cav. cra*, *cavum cranii* ; *cho*, choanes ; *for. ppa*, *foramen praepalatinum* ; *for. smx*, *foramen supramaxillare* ; *gout. pter*, gouttière ptérygoïdienne (débouché antérieur) ; *pal*, palatin ; *pr.i.pa*, *processus inferior parietalis*.

*Vue frontale* : Fig. 16.

On remarque la forme grossièrement quadrangulaire de la narine externe ; on voit le débouché antérieur des gouttières ptérygoïdiennes (gout.pter) de chaque côté de la cavité cérébrale (cav.cra), en arrière du fond des orbites (orb), lui-même situé en arrière du bord postérieur des choanes (cho).

*Écailles de la tête* : Fig. 13 et 14.

— L'Interpariétale (Ipa) en forme de cœur, large, sépare les Pariétales (Pa). Sa limite antérieure n'est pas très nette sur le spécimen figuré, et les bords latéraux se prolongent un peu antérieurement, dans la zone des écailles Frontales (Fr) mal séparées l'une de l'autre sur le fossile. Sur les trois autres

1. Voir page 83-85.

Source : MNHN, Paris

spécimens, le trajet antérieur figuré ici en pointillé est la règle, l'aspect cordiforme de l'Interpariétale étant très net. Elle est plus longue que large, sauf sur le plus petit spécimen RI 5 où elle est aussi longue que large. À l'arrière, entre les Pariétales et l'Interpariétale, une zone triangulaire porte une série de sillons dermiques plus ou moins anastomosés.

— Les Suboculaires (S) sont toujours présentes, intercalées (voir Fig. 14) entre le bord orbitaire postérieur, la Frontale, la Pariétale, la Massétérienne (Ma) et la Maxillaire (Mx).

b) *Description des os du crâne.*

Je ne reprends ici que l'essentiel, afin de le comparer aux Pélomédusidés actuels, et l'on trouvera dans des auteurs comme Siebenrock (1897), Gaffney et Zangerl (1968) et Gaffney (1972) plus de détails sur la morphologie des os et les trajets des vaisseaux et des nerfs des Tortues en général, et de tel ou tel Pélomédusidé en particulier.

*Préfrontal :* Fig. 13, 14 et 16, pf. Forme la partie dorsale antérieure du crâne, le toit de la cavité nasale.

— Dorsalement : plus long que large, non projeté antérieurement à l'avant de la narine, dont le bord antérieur est rectiligne ; limité latéralement : 1) par le processus ascendant antérieur du maxillaire qui monte presque jusqu'à la face dorsale du crâne ; 2) par le bord dorsal antérieur de l'orbite dont il forme l'avant du toit ; il constitue la partie la plus étroite de l'espace interorbitaire.

— Latéralement et ventralement son processus descendant limite antérieurement la cavité orbitaire et borde intérieurement (médialement), comme chez les Pelomedusidae actuels, le processus ascendant antérieur du maxillaire, sans atteindre le palatin. Sa face ventrale, concave, forme avec son symétrique le toit de la cavité nasale et son processus descendant forme en outre la paroi latérale postérieure de cette cavité et l'amorce des parois latérales du *sulcus olfactorius* (visible Fig. 15, à travers les choanes, cho).

*Frontal :* Fig. 13, 14 et 16, fr.

— Face dorsale conforme à celle de tous les Pelomedusidae mais plus longue que celle du préfrontal, contrairement à *Erymnochelys* et *Peltocephalus*. Le frontal limite l'orbite dorsalement, à la suite du préfrontal, sur une longueur un peu supérieure (à peine) à celle de ce dernier au bord orbitaire, et forme avec le préfrontal l'espace interorbitaire dans sa partie la plus large. Le frontal est marqué, ainsi que son symétrique, par la sinuosité antérieure de l'écaille interpariétale.

— Face ventrale : comme chez les Pelomedusidae actuels, il forme une grande partie du toit des orbites et du *sulcus olfactorius* dont les parois latérales sont formées par ses processus inférieurs médiaux, à la suite du préfrontal.

*Postorbitaire :* (Fig. 13, 14 et 16, po.).

— Face dorsale : à la suite du frontal et sur une longueur équivalente, il limite une partie du bord postérieur de l'orbite. De même que chez *Peltocephalus* et *Erymnochelys*, et contrairement à *Podocnemis*, il rejoint le quadratojugal, excluant le jugal de tout contact avec le pariétal. Il est traversé obliquement par le sillon frontopariétal (limite des écailles Frontale et Pariétale).

— Face ventrale : il forme la partie supérieure du fond de l'orbite, à la suite du frontal médialement ; par son processus descendant il touche : médialement, le *processus inferior parietalis* (pr.i.pa, Fig. 16) et latéralement, le palatin et le maxillaire en avant, le ptérygoïde en arrière, formant la partie antérieure de la paroi externe (latérale) de la gouttière ptérygoïdienne (gout.pter, Fig. 16 et 17) en avant du *processus trochlearis pterygoideus* (pr.tro.ptèr, Fig. 17).

*Gouttière ptérygoïdienne :* (Fig. 16, 17, gout. pter).

J'appelle ainsi l'espace situé de chaque côté de la cavité cérébrale et débouchant antérieurement entre celle-ci et l'orbite : c'est une sorte de gouttière dont le plancher est formé par les palatins (à l'avant) et les ptérygoïdes (à l'arrière), la paroi latérale par le *processus trochlearis pterygoideus* enroulé, qui entre en contact à l'avant avec le jugal et le postorbitaire (en haut) et la paroi médiale par le *processus inferior parietalis*. Cette gouttière représente donc la face dorsale latérale du ptérygoïde, entrant en contact avec l'orbite par le foramen orbitotemporal. Comme chez les autres Podocnemididae, et plus encore probablement, elle est assez étroite : à l'avant, du fait de l'extension médiale du mur postérieur orbitaire formé par le postorbitaire, le palatin et le jugal ; en outre, la cavité crânienne est large (en partie artificiellement à cause de l'aplatissement du crâne).

*Pariétal :* (Fig. 13, 14 et 16, pa).

— Face dorsale : plus long que large, il est relativement court, dans la mesure où la longueur de son bord médial est inférieure à la largeur du crâne entre les extrémités latérales des deux condyles mandibulaires des carrés : cette longueur est comprise entre les 2/3 et les 3/4 de la largeur du crâne, comme chez *Podocnemis*, *Pelusios* et *Pelomedusa*, même chez le plus élevé des crânes (RI 4) qui est beaucoup moins large que le spécimen figuré (RI 6), aplati. Il s'oppose ainsi au pariétal d'*Erymnochelys* et *Peltocephalus* où le crâne est long et la longueur du pariétal égale ou supérieure à la largeur du

Source : MNHN, Paris

crâne entre les condyles mandibulaires. On a déjà dit que l'échancrure (« émargination ») dorso-postérieure est modérée : moins forte que chez *Podocnemis*, elle est équivalente en profondeur maximum à celle de *Peltocephalus* et *Erymnochelys* ; mais, chez ces deux genres, le pariétal étant particulièrement prolongé médialement, l'échancrure est restreinte en largeur. Le pariétal forme avec les quadratojugaux le toit des « fosses temporales » supérieures ; à l'avant médialement, en arrière des frontaux, à l'aide de ses processus inférieurs, il forme les parois supérieures et latérales de la cavité crânienne. En outre, ses parois latérales limitent médialement et inférieurement la gouttière ptérygoïdienne avec le concours des palatins (antérieurement) et des ptérygoïdes (postérieurement). La cavité crânienne étant brisée postérolatéralement, et la couverture temporale complète, on ne voit pas clairement sur le spécimen RI 6 le foramen sphénoïdal (*foramen nervi trigemini*) dont l'emplacement a été indiqué sur la Fig. 17 (for. V) ; les autres spécimens ne sont pas encore dégagés intérieurement.

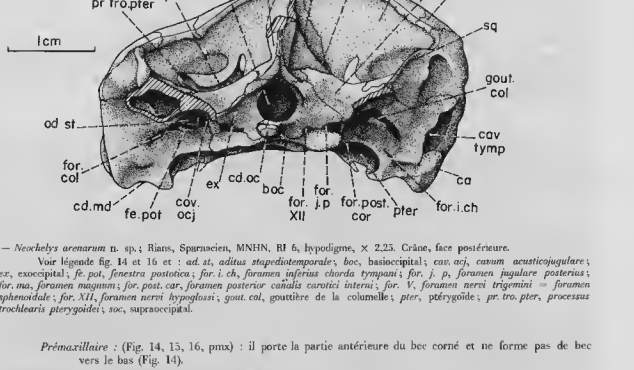



FIG. 17. — *Neochelys arenarum* n. sp. ; Rians, Sparnacien, MNHN, RI 6, hypodigme, × 2.25. Crâne, face postérieure.

Voir légende fig. 14 et 16 et : *ad. st, aditus stapediotemporale* ; *boc*, basiocipital ; *cav. aci, cavum acusticojugulare* ; *ex*, exoccipital ; *fe. pot, fenestra postotica* ; *for. i. ch, foramen inferius chorda tympani* ; *for. j. p, foramen jugulare posterius* ; *for. ma, foramen magnum* ; *for. post. car, foramen posterior canalis carotici interni* ; *for. V, foramen nervi trigemini = foramen sphenoidale* ; *for. XII, foramen nervi hypoglossi* ; *gout. col*, gouttière de la columelle ; *pter*, ptérygoïde ; *pr. tro. pter, processus trochlearis pterygoidei* ; *soc*, supraoccipital.

*Prémaxillaire* : (Fig. 14, 15, 16, pmx) : il porte la partie antérieure du bec corné et ne forme pas de bec vers le bas (Fig. 14).

— Face ventrale : il ne comporte pas de fosse de réception d'un bec mandibulaire. Avec son symétrique il sépare les maxillaires ventralement. À l'arrière, dans la concavité semi-ovale (Fig. 15) des deux prémaxillaires, s'ouvrent les foramens prépalatinaux (for. ppa), comme chez *Erymnochelys* et *Peltocephalus*.

— Face frontale (Fig. 16) : avec les maxillaires et les préfrontaux, les prémaxillaires limitent la narine externe, simple sur le crâne sec : grossièrement carrée, elle est nettement plus petite que les orbites et, ainsi qu'on l'a dit précédemment, presque aussi grande que les *cava tympanica*, elle est quasiment verticale, les prémaxillaires s'avançant à peine ; le bord inférieur de la narine s'écourte médialement ; il n'est pas oblique vers l'arrière mais vertical.

*Maxillaire* : (Fig. 13, 14, 15, 16, mx).

— Face latérale (Fig. 14) : son processus ascendant antérieur, qui constitue le bord antérieur de l'orbite, est court ; pas d'échancrure antérieure, juste au-dessous du bord antérieur du préfrontal, contrairement à *Peltocephalus* et *Erymnochelys*. C'est le maxillaire qui a la plus grande participation au bord orbitaire. Bas en dessous de l'orbite, il s'élève à l'arrière mais moins qu'à l'avant et, dorsalement, se fait encadrer par le jugal.

— Face dorsale : elle forme le plancher de l'orbite avec le palatin et, médialement, s'intercale entre celui-ci et le processus descendant latéral du préfrontal, pour atteindre le bord de ce qui devrait être le foramen orbitonasal : rappelons, à la suite de Siebenrock 1897, Gaffney et Zangerl 1968, que comme chez tous les Pelomedusidae il n'y a pas de processus descendant médial du préfrontal joignant le vomer et éventuellement le palatin et isolant les conduits nasaux, sur lesquels s'ouvriraient les foramens orbitonasaux ; il n'y a ni vomer ni septum palatin, si bien que, comme chez *Erymnochelys* par exemple, sur le crâne sec on voit confluer : gouttières ptérygoïdiennes postérolatéralement, cavité cérébrale médioposté-

Source : MNHN, Paris

rieurement, orbites latéralement, conduits choanaux et choanes inférieurement, fosse nasale antérieurement et *sulcus olfactorius* supérieurement : il n'y a ni *fissura ethmoïdalis* resserrée ni *foramen orbitonasale* individualisé. Rappelons que chez certains individus de *Podocnemis* ou d'*Erymnochelys* actuels et chez certains Pelomedusidae fossiles (*Bothremys*), les choanes peuvent être séparées par un vomer plus ou moins important (vestigial chez les actuels) et/ou par un septum palatin médian, simple ou double ; ce n'est pas le cas sur les crânes conservés de Rians.

— Face ventrale : on a déjà vu que les deux maxillaires sont séparés par les prémaxillaires et, qu'avec ceux-ci et les palatins à l'arrière, ils portent le bec corné ; celui-ci n'a pas laissé de trace de crêtes triturantes. Postérieurement, maxillaire et palatin rencontrent le jugal.

*Jugal :* (Fig. 13, 14, 15, 16, ju).

C'est le dernier des os du bord orbitaire, auquel il participe sur la même longueur (à peu près) que le préfrontal, un peu moins que le frontal et le postorbitaire et nettement moins que le maxillaire. Il participe au fond de l'orbite avec le postorbitaire et le palatin, latéralement par rapport à eux et, à sa jonction ventrale avec le palatin et le maxillaire, entoure le petit foramen supramaxillaire (for.smx, Fig. 16), pour l'artère du même nom.

— Face latérale externe (Fig. 14) : elle forme un coin intercalé entre les os environnants (postorbitaire dorsomédialement, quadratojugal postérieurement, et non le pariétal, enfin le maxillaire antérieurement et latéralement) et s'étend à l'avant du bord de l'orbite et inférieurement jusqu'au bord de l'encoche latéroventrale : celle-ci est suffisamment forte pour que le jugal ne rencontre pas le carré, comme chez *Podocnemis* et contrairement à *Peltocephalus* et *Erymnochelys*. Sur le jugal confluent les écailles Frontale (Fr), Pariétale (Pa), Massétérienne (Ma), Subocculaire (S) et même Maxillaire (Mx). Avec le carré, le quadratojugal, le pariétal et le postorbitaire, il recouvre la « fosse temporale » supérieure dans sa partie antérolatérale : cette fosse s'ouvre postérieurement et inférieurement, et constitue l'espace visible ventralement autour du processus trochléaire ptérygoïdien (Fig. 15, pr.tro.pter) et au-dessus de la région otique.

*Quadratojugal :* (Fig. 13 à 17, Qj).

— Face dorsale (Fig. 13 et 14) : très grand et recouvrant la « fosse temporale », il s'intercale entre : d'une part le jugal, le postorbitaire et le pariétal, d'autre part le carré et le squamosal. Il isole donc le pariétal et le squamosal en s'étendant jusqu'à l'échancrure postérieure (comme chez tous les Pelomedusidae sauf *Dacquemys* (Fayum)) au bord de laquelle il participe d'ailleurs très peu. Il est chevauché (Fig. 14) par les écailles Pariétale (Pa) et Massétérienne (Ma).

*Squamosal* (Fig. 13, 14, 15, 17, Sq).

Il forme le coin postécolatéral du toit crânien, chapeautant à partir de l'arrière le carré. Il contribue de ce fait à enclore l'*antrum squamosum*, lequel débouche largement dans le *cavum tympani* (Fig. 14, ant) et apparaît, crevé accidentellement, sur la Fig. 17, à gauche au-dessus du foramen columellaire (for.col). A l'arrière, il rencontre l'opisthotique jusqu'à l'extrémité postérieure de la baguette médioventrale, que forme celui-ci en se retroussant vers le bas médialement (voir Fig. 14 et 15, reconstitution en pointillé d'après le spécimen RI 4).

*Palatin* (Fig. 16 et 15, pal).

— Face ventrale : ainsi qu'on l'a vu, il forme avec son symétrique le bord postérieur transversal de l'unique choane du crâne sec et la partie postéromédiale de la surface triturante, à bordure festonnée. Postérieurement il rencontre le ptérygoïde avec lequel il entoure le *foramen palatinum posterius* (for.pal.p), petit, qui s'ouvre dorsalement à la partie antérieure de la gouttière ptérygoïdienne.

— Face dorsale : il reçoit (Fig. 16, pal) la partie antérieure du *processus inferior parietalis* (pr.i.pa) (mais leur suture commune n'est pas visible ici) pour former la paroi latérale de la cavité cérébrale (cav.cra) : celle-ci s'ouvre largement à l'avant, plus que chez les autres Podocnemidinae, et à peu près comme chez *Pelusios* (cette cavité n'est pas dégageable sans risque d'endommagement du spécimen, aussi ne voit-on pas clairement la pointe antérieure des *trabeculae inferiores* du basisphénoïde). De part et d'autre de la cavité cérébrale, le palatin forme la base antérieure de la gouttière ptérygoïdienne (gout.pter). On a vu que, latéralement, il monte légèrement pour rencontrer le postorbitaire et le jugal au fond de l'orbite dont il forme en outre le plancher avec le maxillaire, au bord de la choane.

*Ptérygoïde :* (Fig. 14, 15 et 17, pter).

— Face ventrale : on a vu, dans les caractères généraux du crâne, qu'il est très large à son contact avec le jugal et le palatin, par rapport à la distance qui le sépare du bout du museau. On a vu aussi que son processus latéral, *processus trochlearis ptérygoideus* (pr.tro.pter), est dirigé transversalement dans la « fosse temporale » (partie inférieure), comme chez *Podocnemis*, *Erymnochelys* (voir Pl. III fig. 1) et *Stereogenys*, et non obliquement comme chez les Chelidae et les autres Pelomedusidae dont *Peltocephalus* (voir Pl. IV fig. 3). Rappelons que chez les Pleurodires ce processus reçoit le cartilage du tendon des muscles adducteurs de la mandibule, lequel se trouve chez les Cryptodires sur la paroi dorsale antérieure de la région otique (processus *trochlearis oticum* ou *crista praetemporalis*). On a encore vu que ce processus, enroulé vers le haut, forme la paroi latérale de la gouttière ptérygoïdienne ; on a vu que sur le plancher de celle-ci, à la limite palatin-ptérygoïde, débouche dorsalement le *foramen palatinum posterius* (for.pal.p). A partir de la base antérieure d'attache du processus trochléaire jusqu'à la suture ptérygoïde-basisphénoïde médiopostérieurement, le bord latéral du ptérygoïde forme l'aile ptérygoïdienne, brisée à sa racine sur le spécimen figuré, comme très fréquemment aussi chez les crânes secs de Pelomedu-

Source : MNHN, Paris

sidae actuels (voir *Erymnochelys* Pl. III fig. 1 et *Peltocephalus* Pl. IV fig. 3, où elle est reconstituée en pointillé). Grâce aux autres spécimens où elle est complète au moins d'un côté, on voit qu'elle n'est pas aussi développée que chez les genres actuels : postérieurement elle recouvre à peine le canal carotidien élargi en entonnoir; le foramen postérieur du canal de la carotide (for.post.car) qui s'ouvre au fond de l'entonnoir est de ce fait très facilement visible et il est vaste, comme chez *Erymnochelys*, plus que chez *Peltocephalus* et encore plus que chez *Podocnemis* (chez qui il varie d'ailleurs en importance selon les espèces, étant plutôt grand chez *P. expansa* et petit chez *unifilis* et *leuyana*). On ne connaît pas la face dorsale du basicrâne de *Neochelys arenarum* mais d'après la largeur de ce foramen, on peut supposer qu'il était en continuité avec un *sulcus cavernosus* ventru dans sa partie moyenne comme chez *Erymnochelys*, au lieu de former un trou restreint, au moins en partie, dans le plancher d'un *sulcus cavernosus* modérément large comme chez *Podocnemis*. Conformément aux Podocnemidinae actuels, le ptérygoïde s'étend normalement vers l'arrière, c'est-à-dire latéralement jusqu'au condyle mandibulaire du carré, formant le mur antérieur du canal carotidien élargi. Au bord médial du canal, il s'étend moins loin que latéralement pour rencontrer le basisphénoïde. Notons dès à présent que le mur postérieur du canal élargi, formé par le basisphénoïde et le carré, est comme chez *Peltocephalus* et *Erymnochelys* plus vertical que chez les espèces observées de *Podocnemis* (*expansa*, *leuyana*, *unifilis*). Si, ventralement, le canal s'ouvre entre le ptérygoïde, le basisphénoïde et le carré, il est probable que le foramen de la carotide interne s'ouvre entre le ptérygoïde et le prootique au fond de ce canal, ce que l'on ne peut voir ici.

*Le basisphénoïde :* (Fig. 15,bs (impair)).

— Face ventrale : il forme une pointe médiane antérieure entre les deux ptérygoïdes. Il borde par ses parties latérales les canaux carotidiens élargis, où il rencontre les carrés et, à l'arrière, il se joint au basioccipital (impair également). Avec celui-ci, il forme une concavité à bord antérieur à peu près semi-circulaire qui s'étend jusqu'à l'arrière du crâne. Cette concavité, dont le contour et la profondeur varient en partie individuellement chez les Pelomedusidae, est ici toujours plus accusée que chez *Erymnochelys*; le basisphénoïde y participe un peu moins que chez *Peltocephalus* et plus que chez *Podocnemis*; chez *Erymnochelys*, le basisphénoïde n'y participe pas sur les spécimens observés.

*Le basioccipital :* (Fig. 15,boc (impair)).

— Face ventrale : les processus latéraux postérieurs joignent les carrés comme chez *Erymnochelys* (Pl. III fig. 1) : ils sont à peine prolongés en arrière de ces os, contrairement à *Podocnemis*, mais plus prolongés que chez *Peltocephalus* (Pl. IV fig. 3); chez ce dernier, le bord postérieur du basioccipital est tellement échancré, antérieurement et de part et d'autre du condyle occipital, que la face postérieure de l'exoccipital apparaît en vue ventrale. Chez *Neochelys arenarum*, le bord postérieur est également échancré, mais moins que chez *Peltocephalus* et la face postérieure de l'exoccipital est un peu moins visible. Il semble que le basioccipital participe peu au condyle (cf.oc, Fig. 17), et seulement ventralement.

— Face occipitale (Fig. 17) : comme chez les autres Podocnemidinae, le basioccipital rencontre les exoccipitaux de part et d'autre du condyle et les opisthotiques latéralement. Il forme la partie inférieure de deux foramens : 1) le foramen externe du nerf hypoglosse (for.XII, *foramen nervi hypoglossi*, qui provient de l'arrière de la cavité cérébrale), très petit (peut-être double), ouvert entre le basioccipital et l'exoccipital supérieurement; 2) le *foramen jugulare posterius* (for.j.p) donnant passage à la veine cérébrale postérieure et aux nerfs vague (X) et accessoire (XI) qui proviennent également de la cavité cérébrale, un peu antérieurement au nerf précédent; ce foramen est un peu plus grand que le précédent et s'ouvre entre le basioccipital et l'exoccipital, médialement et supérieurement, et l'opisthotique latéralement. Notons que chez *Neochelys arenarum*, comme chez *Podocnemis* et *Erymnochelys*, la suture basioccipital-opisthotique est plus ferme que chez le spécimen de *Peltocephalus* observé, mais chez les quatre genres le carré, prolongé à l'arrière (contrairement à *Pelusios* et *Pelomedusa*), remonte latéralement pour s'unir au basioccipital et à l'opisthotique; ceci a pour effet de séparer plus largement le *foramen jugulare posterius* et la fenêtre postotique (située latéralement, Fig. 17, fe.pot, *fenestra postotica*) et de masquer davantage celle-ci en vue ventrale (Fig. 15).

*Carré :* (Fig. 13, 14, 17,ca). Tout à fait comparable à celui d'*Erymnochelys*.

— Face ventrale : on a vu que, médialement, il formait la plus grande partie du mur postérieur presque vertical du canal carotidien élargi, et qu'il s'étendait postérieurement jusqu'au basioccipital, se courbant dorsalement pour joindre l'opisthotique. Il forme ainsi le plancher du *recessus scalae tympani*, espace situé postérieurement au *cavum labyrinthicum* de l'oreille interne et partie postéro-médiale du *cavum acusticojugulare*. Rappelons que, chez les Tortues, ce dernier s'ouvre postérieurement par la fenêtre postotique, que le carré contribue à border, chez les Pelomedusidae, inférieurement, latéralement et en partie dorsalement. La partie la plus ventrale du carré est le condyle mandibulaire (cd.md, *condylus mandibularis*, Fig. 14, 15, 17), situé à côté de l'entonnoir du canal carotidien élargi; contrairement à *Podocnemis*, il est court par rapport à sa largeur; il comporte deux facettes formant ensemble un angle obtus; il ne se distingue pas de celui d'*Erymnochelys* et *Peltocephalus*.

— Face postérieure (Fig. 17) : on sait que le carré, enroulé sur lui-même, constitue l'entonnoir de l'oreille moyenne : le *cavum tympani*, lequel repose sur le *processus articularis* (pro.art, Fig. 14), dont la base est le condyle mandibulaire. Le carré, en s'enroulant, s'est refermé non seulement en arrière de la columelle mais aussi en arrière de la trompe d'Eustache (Siebenrock 1897). En vue occipitale on voit, sortant du *cavum tympani* au foramen columellaire (for.col), une gouttière joignant la fenêtre postotique : c'est la gouttière columellaire (gout.col) faisonnée avec la gouttière de la trompe d'Eustache ventrale et postérieure à la columelle. Après avoir emprunté sa gouttière au-dessus et en avant de la trompe d'Eustache, la columelle traverse le *cavum acusticojugulare* et parvient à la fenêtre ovale, ouverture latérale du *cavum labyrinthicum*. Le

Source : MNHN, Paris

*cavum acusticojugulare* est visible par la fenêtre postotique. On a vu que celle-ci s'ouvre dans le carré qui la borde inférieurement, latéralement et, en partie, dorsalement ; médiodorsalement, elle est enclose par l'opisthotique ; le basioccipital n'y participe pas nettement, entre celui-ci et le carré, contrairement aux spécimens observés de *Peltocephalus*, *Podocnemis expansa* et *P. leewyana* ; mais il est possible qu'il s'intercale très finement entre les deux os, sur le côté gauche du spécimen figuré, comme cela se produit à gauche sur un spécimen d'*Erymnochelys* observé. Par la fenêtre postotique on voit, dorsalement au fond du *cavum acusticojugulare*, un gros *foramen stapediotemporale*, s'ouvrant sur la « fosse temporale » supérieure, en position conforme à celle des autres Pelomedusidae, à l'extrémité antérosupérieure du *canalis stapediotemporale* où a pénétré l'artère stapédiale : rappelons que celle-ci s'est séparée en dehors du crâne de la carotide commune dont elle constitue la branche dorsale, la branche ventrale étant la carotide interne qui a pénétré dans le canal carotidien élargi. On ne voit pas clairement s'enfonner la *canalis cavernosus* dans le crâne, brisé dans sa partie médiane, latéralement au *cavum labyrinthicum* dont on voit la paroi latérale externe. Rappelons que c'est de re canal caverneux que proviennent normalement la *vena capitis lateralis* et le rameau hyomandibulaire du facial ($VII_2$) qui empruntent la fenêtre postotique comme l'artère stapédiale. En revanche, au bord médial de la fenêtre postotique on voit une petite encoche représentant le foramen de sortie du nerf glossopharyngien (IX) (en provenance normalement du *cavum labyrinthicum* qu'il a traversé en sortant de la cavité cérébrale, ce que l'on ne peut vérifier, pas plus qu'on ne peut observer la paroi antérieure du *recessus scalae tympani* et ses ouvertures diverses sur la cavité cérébrale et le vestibule). Chez *Erymnochelys* (MNHN, 1946-71), l'encoche est complètement refermée en un vrai foramen du IX. La face occipitale du carré comporte plusieurs petits foramens, tous vasculaires sauf celui de la chorde du tympan, très petit : par comparaison avec les Podocnemidinae actuels, il est situé médialement et dorsalement par rapport au processus articulaire, entre la fenêtre postotique et le canal carotidien élargi (Fig. 17, for.i.ch).

— Face latérale (Fig. 14). A la base, le processus articulaire (pr.art, *processus articularis*) bien dégagé ventralement du corps de l'os, comme chez *Peltocephalus* et *Erymnochelys* et contrairement à *Podocnemis*, terminé ventralement par le condyle mandibulaire (cd.md). Au-dessus et en avant, la portion participant à la paroi de la « fosse temporale » inférieure (f.te.i) dont le bord antérieur forme une partie de l'échancrure ventrale inférieure du crâne. Enfin, directement au-dessus du processus articulaire, l'entonnoir du *cavum tympani* dont le bord externe portait la membrane tympanique. On a vu que l'ouverture externe du *cavum tympani* (méat auditif) était un peu plus haute que longue, comme chez *Erymnochelys*, et un peu déformée sur le spécimen figuré, puisque plus arrondie sur les trois autres crânes. On a également vu qu'elle était plus petite que l'orbite, comme chez *Erymnochelys* et contrairement à *Podocnemis*. La moitié supérieure du méat a une bordure semi-circulaire étroite. Dans le *cavum tympani* on a vu que s'ouvrait, en haut et en arrière, l'*antrum squamosum* (ant), assez largement ; son débouché est plus vaste que les deux éléments suivants : 1) le foramen columellaire (for.col) situé en-dessous et un peu antérieurement par rapport à l'*antrum*, allongé en fente inclinée vers l'avant, et non arrondi puisque combinant le lieu de sortie de la columelle et celui du tube d'Eustache, ventral et postérieur ; 2) la fosse précolumellaire (f.pcol) située juste en avant du précédent, moyennement profonde par comparaison avec les Pelomedusidae actuels (par exemple, par rapport à *Pelusios* où elle est très profonde) et pas plus haute que le foramen columellaire.

On sait grâce à Williams (1954 a) que chez *Podocnemis* il y a des variations spécifiques en ce qui concerne les proportions de l'*antrum*, le foramen columellaire et la fosse précolumellaire : absence ou faiblesse de cette dernière (*P. expansa*) ou, au contraire, fosse très profonde (*P. leoyana*) ; foramen columellaire particulièrement grand (*P. expansa*) ou moyen (*P. leewyana*) ; débouché de l'antrum réduit (*P. expansa*) ou vaste (*P. leoyana*). Chez *Peltocephalus* (une seule espèce, *dumeriliana*, et un seul spécimen observé par moi), le foramen columellaire, vaste, est aussi haut que le débouché de l'*antrum*, et la fosse précolumellaire, haute, est peu profonde. Je ne sais quelle importance il faut attribuer à ces variations, mais il est certain que chez *Neochelys arenarum* les trois éléments sont conformes à ceux d'*Erymnochelys madagascariensis*.

*Opisthotique :* (Fig. 14, 15, 17, op).

— Face occipitale : on a déjà vu ses relations avec le basioccipital et le ptérygoïde et la façon dont son processus inférieur postérieur isole le *foramen jugulare posterius* de la fenêtre postotique. On a vu également qu'il formait le toit du *cavum acusticojugulare* en compagnie du carré. Sur le spécimen figuré, il est brisé dans sa partie tout à fait postérieure dorsale, particulièrement à gauche, au-dessus et en arrière de la fenêtre postotique. Il a été reconstitué sur les Fig. 14 et 15 grâce au spécimen Rl 4, complet à droite : il forme une baguette rejointe par le squamosal qui se retrousse médialement vers le bas, comme chez les autres Podocnemidinae, mais plus particulièrement comme chez *Erymnochelys* (voir Pl. III fig. 1, du côté gauche).

— Face dorsale : ce que laisse entrevoir la couverture temporale en vue postérieure (Fig. 17) est conforme aux autres Podocnemidinae (relations avec l'exoccipital, le supraoccipital et le squamosal).

*Exoccipital :* (Fig. 15 et 17, ex).

— Face postérieure : avec son symétrique, il forme toute la partie dorsale du condyle occipital (Fig. 17, cd.oc). On a vu qu'il enclôt le foramen du nerf hypoglosse (XII) dorsalement, et en partie le *foramen jugulare posterius*. Il s'étend tout à fait latéralement à la base de la baguette de l'opisthotique (Fig. 15, ex). Il forme avec son symétrique la plus grande partie du contour du *foramen magnum* (Fig. 17, for.ma). Celui-ci, complet sur le spécimen figuré seulement, est arrondi et un peu en pointe à la partie médiane supérieure, là où intervient le supraoccipital (soc).

*Le supraoccipital :* (Fig. 13, 14, 15, 17, soc. et cr.soc, impair).

— Face occipitale : au-dessus des exoccipitaux, au toit du *foramen magnum*, son bord postérieur forme un épaississement dans le prolongement de chaque exoccipital ; les deux épaississements se joignent à la base ventrale de la crête supra-

Source : MNHN, Paris

occipitale (cr.soc). Celle-ci, brisée sur les spécimens, était vraisemblablement courte d'après l'inclinaison des bords supérieur et inférieur (voir sa reconstitution de profil, Fig. 14). Comme chez les autres Podocnemididae, sa section est triangulaire, avec une forte arête médiane sur la face ventrale dans le prolongement des deux rebords épaissis signalés ci-dessus à sa base.

— Face dorsale (Fig. 13) : il apparaît très peu dorsalement entre les pariétaux (soc), comme chez *Erymnochelys* et *Peltocephalus* et contrairement à *Podocnemis* où il est nettement plus évident.

c) *Moulage endocrânien.*

Le spécimen RI 18 se présente par la face ventrale du toit crânien : on voit la partie supéro-antérieure de la cavité interne cérébrale et la partie postérieure du *sulcus olfactorius* ; sur la contre-empreinte, dans la gangue sableuse, on voit le moulage de la partie comprise entre les préfrontaux et le supraoccipital.

Le spécimen RI 4 est brisé à la partie supérieure du crâne, ce qui permet de voir le moulage de la cavité crânienne conservée en partie.

Aucun des deux spécimens ne comporte de différences constitutionnelles par rapport à *Erymnochelys*, ni même par rapport aux moulages de *Bothremys barberi* et *B. cooki* figurés par Gaffney et Zangerl 1968. La cavité des hémisphères cérébraux est large comme chez *B. cooki* et *Erymnochelys*, et progressivement resserrée antérieurement comme chez *Erymnochelys*. Sur le spécimen RI 18, le *sulcus olfactorius* est légèrement élargi à sa base, antérieurement aux hémisphères, là où se fait la flexure frontale, comme chez *B. cooki*. Sur le moulage lui-même, la fraction cartilagineuse antérieure du supraoccipital ne s'est pas imprimée, contrairement à *Bothremys*, bien que sur la face ventrale de l'os la cavité triangulaire correspondante existe. Les moulages ne s'étendent pas assez inférieurement pour qu'on puisse voir à quelle hauteur du crâne sort le nerf trijumeau (placé particulièrement bas chez *Bothremys*).

4) Mandibule.

Cinq fragments en sont conservés : RI 40 (Pl. II fig. 4 et 5-6), deux fragments de la branche droite d'un individu ; RI 42, fragment antérieur de mandibule avec une partie de la symphyse et de la branche dentaire gauche (Pl. II fig. 7) ; RI 43, fragment de dentaire droit ; RI 44, fragment de dentaire gauche.

A partir de ces spécimens la mandibule a été reconstituée Fig. 18 : elle ressemble beaucoup à celle d'*Erymnochelys madagascariensis*, dont elle ne se distingue que par quelques détails, pour ce qui est conservé, notamment par l'absence de bec redressé.

Description :

Mandibule courte pour sa largeur, peut-être exagérée sur la Figure 18, mais possible étant donné la largeur et la brièveté du crâne antérieur. Pas de bec fortement dressé contrairement à *Peltocephalus* et *Erymnochelys*.

— Symphyse : je l'ai représentée arrondie antérieurement, en accord avec le contour du bord inférieur du crâne dans la région prémaxillaire et avec la courbure antérieure du fragment RI 42 (Pl. II fig. 7). Sur cette pièce on voit que la surface triturante est étroite antérieurement (comparer à *Erymnochelys*, Pl. III fig. 3) ; son bord médial est nettement plus arrondi que chez *Erymnochelys* et non aigu comme chez *Podocnemis*. La partie symphysaire post-triturante est longue comme chez l'espèce actuelle de Madagascar, ce qui ressort des mesures prises chez RI 42 : longueur médiane symphysaire conservée : 10 mm ; longueur de la partie post-triturante : 8,5 mm. Le *sulcus cartilaginis meckelii* (s.c.m, Fig. 18), qui s'étend le long de la face médiale du dentaire, aboutit dans la symphyse latéralement et plutôt postérieurement ; il est limité dorsalement par une arête fine et également ventralement d'après le spécimen RI 43, comme chez *Erymnochelys*. A partir de la mi-longueur symphysaire, la surface triturante s'élargit considérablement vers l'arrière (sf.tr, Pl. II fig. 4), beaucoup plus que chez les actuels Pelomedusidae y compris *Erymnochelys* :

Source : MNHN, Paris

RI 40, Pl. II fig. 4 : largeur de la surface triturante :

1) à la partie antérieure du fragment . . . . . 3 mm
2) à la partie postérieure, au niveau de la pointe antérieure du coronoïde . . . . . 10 mm

Il n'y a pas de crête intermarginale, contrairement à *Podocnemis*. La surface triturante est concave et son bord externe latéral est plus aigu à l'arrière que chez *Erymnochelys*.

– Le coronoïde (reconstitué, cor, Fig. 18) n'est pas conservé, mais on a sa limite antérieure d'après le spécimen RI 43, qui montre en outre que le dentaire s'élève et s'épaissit vers l'arrière comme chez *Erymnochelys*, amorçant un fort processus coronoïde.

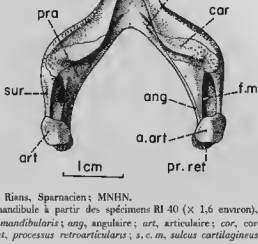



FIG. 18. – *Neochelys arenarum* n. sp. ; Rians, Sparnacien ; MNHN.
Reconstitution de la mandibule à partir des spécimens RI 40 (× 1,6 environ), RI 41 et RI 42, hypodigmes.
*a. art*, *area articularis mandibularis* ; *ang*, angulaire ; *art*, articulaire ; *cor*, coronoïde ; *dent*, dentaire ; *f. m*, *fossa meckelii* ; *pra*, préarticulaire ; *pr. ret*, *processus retroarticularis* ; *s. c. m*, *sulcus cartilagineus meckelii* ; *sur*, surangulaire.

– En vue latérale le dentaire est conformé comme chez ce genre actuel, la limite du bec corné étant marquée par un épaississement à bord postérieur presque vertical et le surangulaire ne s'avançant pas en pointe longue sous ce rebord, contrairement à *Podocnemis*, où ce dernier os est incliné de bas en haut vers l'avant. Postérieurement à l'emplacement du coronoïde, il manque un fragment dans la région de la *fossa meckelii* (f.m, Fig. 18), puis on retrouve tout l'arrière de la branche droite sur le spécimen RI 40. Comme chez *Erymnochelys*, la *fossa meckelii* est suivie d'une gouttière large et profonde, dont le fond est constitué par la pointe antérieure de l'articulaire et qui est limitée latéralement par le surangulaire et médialement par le préarticulaire ; elle s'étend jusqu'à la facette articulaire formée par l'articulaire court. La facette (*area articularis mandibularis*, a.art) est grossièrement carrée et tectiforme (longueur : 8 mm, largeur : 10 mm) ; elle est légèrement écornée à droite, artificiellement ; convexe comme chez tous les Pelomedusidae, elle comporte elle-même deux faces, médiale et latérale. Elle est suivie d'un *processus retroarticularis* (*pr.ret*) formé par l'angulaire et conforme à celui d'*Erymnochelys* : ce processus s'étend médiodorsalement de sorte qu'il englobe le *foramen posterius chorda tympani* (for.p.ch, Pl. II fig. 6), invisible dorsalement car situé juste au-dessous de l'arête du bord postérieur de l'*area articularis mandibularis*. La chorde du tympan pénètre dans ce foramen, traverse le *processus retroarticularis* à sa racine et ressort inféroantérieurement au point marqué « f » sur la figure 6 de la Pl. II, dans le fond d'une fossette médiale ; elle repénètre immédiatement dans la mandibule sous le préarticulaire.

Chez tous les autres Pelomedusidae observés (*Podocnemis*, *Peltocephalus* dont je n'ai pu trouver de spécimen de mandibule), le processus rétroarticulaire n'englobe pas médiodorsalement la chorde du tympan qui passe dans l'encoche médiale du processus étroit et ne pénètre dans la mandibule que sous le préarticulaire. Chez *Podocnemis expansa*, le processus est étalé ventralement, formant une fossette orientée vers le haut, à l'inverse de celle de *Neochelys arenarum* et d'*Erymnochelys madagascariensis* ; chez les autres espèces de *Podocnemis*, la fossette ventrale est plus ou moins développée.

Source : MNHN, Paris

On ne sait rien de l'extension antérieure du préarticulaire. Quant à l'angulaire, il semble s'étendre (RI 40) antérieurement, comme chez les Podocnemidinae actuels, approximativement jusqu'à la verticale de la pointe antérieure du coronoïde.

La mandibule de *N. arenarum* est donc particulièrement proche de celle d'*Erymnochelys madagascariensis*.

## C — Comparaison de *N. arenarum* avec les autres Pélomédusidés. Considérations sur les diverses branches de la famille.

Le crâne de *N. arenarum* étant le seul connu du genre, je n'en ai pas tenu compte dans la diagnose de l'espèce. C'est pourtant l'élément du squelette qui fournit le plus de renseignements utiles dans l'établissement des relations phylogénétiques. De la description du crâne de *N. arenarum*, il ressortait que l'animal actuel le plus proche est *Erymnochelys madagascariensis*. J'examinerai maintenant, dans la mesure du possible[1], les crânes de Pélomédusidés fossiles, en comparaison avec ceux de Pélomédusidés actuels. On verra alors si les crânes permettent d'établir des distinctions génériques correspondant à celles que l'on peut établir d'après les carapaces.

Je serai amenée à parler, en cours de comparaison, de certains fossiles dont la description complète n'a pas encore été faite :

1) Pelomedusidae du Sénonien d'In Beceten ;

2) Crâne de « *Potamochelys* » *gigantea* Bergounioux et Crouzel 1968, du Maestrichtien du Niger, rebaptisé ici *Nigeremys gigantea*, le nom de *Potamochelys* étant préemployé (Fitzinger 1843) et synonyme de *Trionyx* ; sa révision sera publiée avant celle de ce mémoire ;

3) Restes d'un Pélomédusidé que j'attribue au genre *Erymnochelys*, du Lutétien de Saint-Germain-en-Laye dont la découverte avait été annoncée avec le nom de *Podocnemis eremberti* par Taugourdeau en 1965. Je parlerai également des relations crânes-carapaces de certaines espèces du Tertiaire d'Égypte (Fayum).

### 1 — Regroupement des Pélomédusidés par le crâne :

On peut grouper les crânes de différentes façons, dont la suivante :

*a*) Crânes à condyles mandibulaires du carré postérieurs au condyle occipital.

— Vomer complet large — Carré non clos en arrière du tube d'Eustache, seulement en arrière de la columelle :

— *Bothremys barberi* (K. P. Schmidt, 1940) (Santonien — Campanien d'Alabama) et *B. cooki* Leidy, 1865 (Maestrichtien du New Jersey) : deux crânes partiels, mandibules. Canal carotidien non élargi ventralement. Échancrure dorsale postérieure inconnue.

— *Nigeremys gigantea* (Bergounioux et Crouzel, 1968) (Maestrichtien du Niger) : un crâne : canal carotidien débouchant dans une fosse (tendance à son élargissement), mais pas d'ailes ptérygoïdiennes. Échancrure postérieure dorsale relativement forte.

*b*) Crânes à condyles mandibulaires du carré antérieurs au condyle occipital.

— Vomer résiduel ou absent — Carré clos en arrière de la columelle et du tube d'Eustache. Ailes ptérygoïdiennes.

— Pelomedusinae : pas de canal carotidien élargi. Accessoirement : forte échancrure dorsale postérieure, pas de contact quadratojugal-pariétal et pariétal-squamosal. C'est le groupe de *Pelusios* Wagler, 1830 et *Pelomedusa* Wagler, 1830, dont on n'a pas de crâne fossile, représentés actuellement en Afrique et à Madagascar.

— Podocnemidinae : canal carotidien élargi. Accessoirement : échancrure dorsale postérieure modérée ou nulle.

1. Je n'ai pu examiner que les crânes de Pelomedusidae fossiles conservés à Paris, à savoir ceux de *N. arenarum*, *Erymnochelys* « *eremberti* », *Nigeremys gigantea*, ? *Rozochelys vilavilensis* et un moulage de *Bothremys cooki*. Je ne connais les autres que par la littérature et bien des points n'ont pu être éclaircis à leur propos.

Source : MNHN, Paris

1) Groupe *Podocnemis* Wagler, 1830 s. s. : espace interorbitaire plus étroit que la narine externe.

Fossiles : *Podocnemis bassleri* Williams, 1956 (Tertiaire Pérou, Contamana Group). Un crâne ;
? *Roxochelys elegans* (Suarez, 1969) (Crétacé supérieur du Brésil, Formation Bauru). Crânes ;
? *Roxochelys vilavilensis* de Broin, 1971 (Sénonien, Bolivie). Pauvres restes d'un crâne, mandibule. Mis dans ce groupe à cause de la carapace manifestement très proche de celle de l'espèce précédente, les deux espèces ayant un bourrelet longitudinal dorsal du plastron comme chez le seul *Roxochelys* Price, 1953.

2) Groupe *Erymnochelys* Baur, 1888-*Peltocephalus* Duméril et Bibron, 1835 : espace interorbitaire plus large que la narine.

Fossiles : — *Dacquemys palaeomorpha* Williams, 1954 b (Oligocène du Fayum). Un crâne.
— Un crâne indéterminé de Moghara, Miocène, in Williams, 1954 c.
— *Neochelys arenarum* n. sp. (Sparnacien de Rians). Cinq crânes, restes de quatre mandibules.
— *Erymnochelys « eremberti »* ; (voir Taugourdeau, 1965), (Lutétien de Saint-Germain-en-Laye). Crâne et mandibule.
— ? *Palaeaspis bowerbanki* (Owen, 1842), London Clay. Un crâne partiel, voir remarque ci-dessous.

Dans le regroupement b, on peut encore placer le groupe *Stereogenys-Schwoeboemys* :
— *Stereogenys cromeri* Andrews, 1901 (Éocène supérieur du Fayum). Crâne et mandibule.
— *Schwoeboemys gaffneyi* Wood, 1970 (Miocène inférieur du Pakistan) et *S. pilgrimi* (Pliopléistocène de Birmanie). Crânes partiels.
— *Carteremys leithii* (Carter, 1853) (Éocène (?) de Bombay ; — Intertrappéen —). Faibles restes de crâne et de mandibule ; peut-être rattaché à ce groupe.

Ce dernier groupe indo-africain est très spécialisé par la présence d'un palais secondaire formé par les maxillaires et les palatins, plus ou moins fermé. On ne sait s'il est allié au sous-groupe (2) d'*Erymnochelys* (couverture temporale complète de *Stereogenys*, début de palais secondaire chez *Dacquemys*). *Stereogenys* pourrait être soit en relation, soit convergent avec le groupe *Pelusios* d'après la carapace. Notons que le degré d'échancrure du crâne est secondaire, et n'intervient pas dans le regroupement ; il n'est pas lié à la présence ou à l'absence d'un canal carotidien élargi. Si j'ai mis *Carteremys leithii* avec *Stereogenys*, c'est parce qu'il est probable que le premier ait eu un palais secondaire, d'après la symphyse mandibulaire large et longue ; or, l'échancrure dorsale postérieure est forte comme chez *Pelusios*, contrairement à *Stereogenys* (avec qui je le place) lequel a d'autre part un canal carotidien élargi. *Nigeremys* a également un début d'élargissement du canal carotidien mais il est très échancré dorsalement de l'arrière, contrairement aux Podocnemidinae.

Remarque : J'ai placé dans le groupe d'*Erymnochelys* le crâne de « *Platemys bowerbankii* » Owen et Bell, 1849, pl. XXIX, fig. 1-2. Il a été attribué à *Pseudotrionyx delheidi* Dollo par Lydecker (1889) qui l'avait d'ailleurs comparé à *Macrochelemys*. Hummel (1929) l'a comparé à *Carettochelys* mais pas à *Podocnemis*. Pour moi, ce peut être un crâne de Pélomédusidé, probablement proche de celui d'*Erymnochelys* et qui accompagnait les restes de carapaces connues sous le nom de *Palaeaspis bowerbanki* (Owen). Je ne sais ce qu'est devenu ce crâne, mais les figures d'Owen et Bell montrent beaucoup de ressemblances avec *Erymnochelys madagascariensis* et le crâne de Saint-Germain-en-Laye : en face dorsale : position latérale des orbites, large espace interorbitaire, forme et contacts des os du toit crânien : préfrontaux, frontaux, postorbitaires et pariétaux (incomplets) ; en face latérale : encoche maxillaire formant un bec maxillaroprémaxillaire, encoche latérale à mi-hauteur de la narine à l'extrémité du sillon supérieur de l'écaille Maxillaire, longueur de l'espace antéorbitaire, rapports du maxillaire et du jugal à l'arrière. L'espace interorbitaire est plus large que l'orbite et que la narine externe (pour ces deux dernières, il semble qu'elles soient à peu près aussi grandes). Comme chez le fossile de Saint-Germain-en-Laye et *Neochelys*, les préfrontaux ne sont pas projetés antérieurement, contrairement à *Erymnochelys* et *Peltocephalus*, ce qui peut être chez ceux-ci un caractère évolué. L'absence de connaissance de la face palatine ne nous permet pas de mieux situer ce fossile par rapport à *Neochelys* ni de certifier son appartenance à l'espèce *bowerbanki*, insuffisamment étayée, ainsi qu'on l'a vu à propos de *Taphrosphys*.

Source : MNHN, Paris

2 — COMPARAISON DES CRÂNES DE PODOCNÉMIDINÉS.

Williams (1954 a) a comparé les espèces actuelles des genres *Podocnemis*, *Erymnochelys* et *Peltocephalus*, les considérant alors comme appartenant au seul genre *Podocnemis*. C'est d'ailleurs encore l'opinion des zoologues qui, sauf Williams qui a étudié les fossiles, veulent bien tout au plus voir trois sous-genres distincts : en effet les différences entre les espèces actuelles sont relativement mineures et c'est seulement quand on voit que ces espèces appartiennent au moins à deux lignées, distinctes au plus tard depuis le Crétacé supérieur (*Podocnemis* et *Erymnochelys*), que l'on est amené à les séparer génériquement.

La plupart des caractères donnés par Williams (1954) comme différences entre toutes les espèces n'intéressent pas la définition du genre ou du sous-genre ; ils varient à l'intérieur du seul *Podocnemis* s. s. d'Amérique du Sud, suivant d'ailleurs des proportions qui montrent le degré de parenté entre les espèces (voir Mittermeier et Wilson, 1974, pour les relations de *P. erythrocephala* et des autres espèces) ; ce sont :

- le nombre de crêtes maxillaires ventrales ;
- la présence ou l'absence de Suboculaires ;
- le contact de l'écaille Maxillaire avec la Frontale ou la Massétérienne ;
- la forme de l'Interpariétale (avec variation individuelle du jeune à l'adulte) ;
- la position des *foramina incisiva* (= *praemaxillaria*) ;
- la participation des prémaxillaires et maxillaires au bord choanal antérieur (avec variations individuelles) ;
- la présence ou l'absence d'un vomer vestigial et d'un *septum* palatin (avec variations individuelles) ;
- les proportions du crâne (longueur sur largeur) et de certains orifices (orbites, méat auditif, narine), dans une certaine mesure seulement (voir tableau 2) ;
- le contour antérieur ventral du museau (bec, sinuosités, etc.) ;
- l'importance de l'échancrure latérale ventrale, dans une certaine mesure.

D'autres caractères représentent en revanche une séparation supraspécifique. Je les reprends, ainsi que d'autres que j'ai observés, dans le tableau 2 où je compare les trois genres actuels à *Dacquemys* et *Neochelys*, les deux seuls Podocnémidinés fossiles suffisamment connus.

Le tableau 2 permet de trouver les affinités de *Neochelys* et ensuite de séparer des lignées représentant des genres ou sous-genres différents.

— *Neochelys* est lié à *Erymnochelys*, *Dacquemys* et *Peltocephalus* par les caractères 1 à 4 pour lesquels l'actuel *Podocnemis* a son originalité et est spécialisé ou resté proche de la condition primitive supposée.

— Par l'orientation des orbites (5), *Neochelys* n'a ni la « spécialisation » de *Podocnemis* consécutive à l'étrécissement de l'espace interorbitaire (4), ni la condition de *Dacquemys*, inverse, dont se rapproche *Erymnochelys* et surtout *Peltocephalus* ; si la condition primitive est la position relativement latérale des orbites, *Podocnemis* est le plus spécialisé dans un sens et *Dacquemys* dans l'autre.

— Pour les trois caractères suivants (6-7-8), *Neochelys* paraît intermédiaire entre *Podocnemis* d'une part, « spécialisé » par sa narine plus large que l'espace interorbitaire et sa pointe antérieure préfrontale, et les trois autres d'autre part, à long museau nettement arrondi antérieurement chez les deux actuels ; parmi ceux-ci, il est plus proche de *Dacquemys*.

— La longueur du museau correspond à celle du palais (9) ; *Neochelys* a un museau court et un crâne court antérieurement et il est possible qu'il soit là le plus primitif des 5 genres du tableau : chez *Bothremys*, *Nigeremys gigantea* et, semble-t-il, « *Podocnemis* » (? *Roxochelys*) *elegans*, formes du Crétacé supérieur, le crâne est également court antérieurement ; il en est de même chez certains *Pelusios* (actuels) du groupe *subniger-castaneus* dont on ne peut pas dire si c'est le fait, ou non, d'une condition originelle. En tout cas *Neochelys* est ici plus proche de *Podocnemis* que des trois autres « genres ».

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 2 :

*Tableau de comparaison de certains caractères crâniens des principaux Podocnemidinae.*

| | groupe Podocnemis | groupe Erymnochelys | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | Podocnemis actuels | Peltocephalus dumerilianus | Dacquenye palaeomorpha | Erymnochelys madagascariensis | Neochelys arenarum |
| 1. Gouttière médiane interorbitaire | oui | non | non | non | non |
| 2. Contact jugal-pariétal | oui | non | non | non | non |
| 3. Large ou longue apparition dorsale du supraoccipital entre les pariétaux | oui | non | non | non | non |
| 4. Espace interorbitaire plus étroit que la narine | oui très étroit | non large | non très large | non large à moyen | non étroit |
| 5. Orbites | très obliques vers le haut (grandes à moyennes) | peu obliques vers le haut (petites) | latérales (petites?) | obliques vers le haut (grandes à moyennes) | obliques vers le haut (grandes) |
| 6. Espace antéorbitaire | court | très long | (court ?) | long | très court |
| 7. Narine externe | petite oblique vers le haut | très petite verticale | (petite ?) verticale | très petite verticale | très petite verticale ou presque |
| | préfrontaux formant une pointe saillante en avant et encoches latérales de la narine vastes, hautes et arrondies. | bord antérieur des préfrontaux arrondi et encoches latérales de la narine aiguës. | bord antérieur des préfrontaux un peu arrondi et pas d'encoche latérale à la narine. | bord antérieur des préfrontaux arrondi et encoches latérales de la narine aiguës, profondes. | bord antérieur droit et pas d'encoche latérale à la narine |
| 8. Longueur des préfrontaux par rapport à celle des frontaux | inférieure | supérieure | supérieure presque égale | supérieure | inférieure ou égale |
| 9. Longueur du palais antérieur jusqu'aux ptérygoïdes, par rapport à sa largeur à la suture palatino-ptérygoïde. | supérieure à presque égale | nettement supérieure | nettement supérieure | nettement supérieure | inférieure |
| 10. Proportion du méat auditif par rapport à l'orbite | supérieur à inférieur (grand à moyen) | supérieur (moyen) | supérieur | inférieur à égal (moyen à petit) | inférieur (moyen) |

Source : MNHN, Paris

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| 11. Echancrure dorsale postérieure et contact périétal-squamoeal | relativement forte<br>non | faible<br>non | nulle<br>oui | faible<br>non | moyenne<br>non |
| 12. Longueur médiale du périétal per rapport à la largeur du crâne aux condylee mandibuleiree du carré | inférieure ou égale | très supérieure | très supérieure | supérieure à un peu inférieure | très inférieure |
| 13. Echencrure latérale ventrale et contact jugel-carré. | moyenne à forte<br>non | faible<br>oui | forte ? fide Williems<br>non (corrélativement) | faible<br>oui | moyenne<br>non |
| 14. Foeee prémaxillaire pour un bac mandibulaire | très faible ou nulle; léger bec ou non | oui<br>puissent bec | oui<br>bec puissent (corrélativement) | très faible<br>léger bec | non<br>pas de bec symphyse mandibuleire arrondie |
| 15. Bec prémaxilleire | éventuellement; à peine prononcé | oui | peut-être | oui | non |
| 16. Proceseus trochléaires ptérygoïdiens | traneverseux | obliquee | obliquee | transverseux | transversaux |
| 17. Ailes ptérygoïdienne développée postérieurement eudeeaus du canel carotidien élergi | oui | oui | ? | oui | très faiblement |

Pour l'interprétation des proportions des orbites, méats auditifs, espace interorbitaire et narine externe, il faut suivre l'exemple de *Neochelys arenarum* :

longueur + hauteur de l'orbite > aux longueurs + hauteur du méat dont la plus grande dimension est > à la largeur de l'espace interorbitaire > à la largeur de la narine externe

= orbite grande — = méat moyen — = espace interorbitaire petit — = narine très petite

Source : MNHN, Paris

— La proportion du méat (10) ne nous dit pas grand chose sinon que *Neochelys* n'est pas différent d'*Erymnochelys* et de certains *Podocnemis* actuels, petits ou jeunes (*leuyana, unifilis*).

— La couverture temporale (11 et 12) est moins complète que chez *Erymnochelys*, *Peltocephalus* et surtout *Dacquemys* où elle est totale. Si l'on associe ce caractère au 2° et au 3° du tableau (pas de contact jugal-pariétal et supraoccipital plus recouvert par les pariétaux que chez *Podocnemis*), l'appartenance de *Neochelys* au groupe *Erymnochelys* est évidente. On peut se demander si la couverture temporale complète est primitive ou secondaire chez les Pelomedusidae : elle est probablement secondaire d'après les formes les plus anciennes : *Nigeremys gigantea* et « *Podocnemis* » *elegans* sont plus échancrés postérieurement et surtout le premier, que tous les autres Podocnemidinae, comme les Pelomedusinae d'ailleurs où l'échancrure peut même être très forte (*Pelusios subniger*). Quoi qu'il en soit, *Neochelys* est plus proche, par la configuration des os du toit temporal, du groupe *Erymnochelys* : même si sa couverture est moins complète et rappelle le degré d'étendue des *Podocnemis* actuels. Le caractère 12 fait également intervenir la largeur du crâne de *Neochelys*, par opposition à *Dacquemys* et *Peltocephalus*.

— L'échancrure latérale (13) est variable spécifiquement, toutefois on voit que *Neochelys* s'est séparé d'*Erymnochelys* avant le Sparnacien puisque *E. madagascariensis* a gardé une couverture temporale latérale complète avec *contact carré-jugal*, comme le représentant lutétien du genre à Saint-Germain-en-Laye et comme *Nigeremys gigantea*, contrairement à *Neochelys arenarum*.

— Par l'absence de fosse prémaxillaire pour un bec mandibulaire (14) accompagnant la brièveté antérieure et l'arrondi de la symphyse mandibulaire, *Neochelys* est plutôt proche de *Podocnemis* ; mais ce que l'on a vu de la forme de la mandibule (symphyse, absence de crêtes) montre que c'est toutefois à *Erymnochelys* qu'il est apparenté. Il en est de même pour le caractère suivant (15).

— La position transversale des processus trochléaires ptérygoïdiens ne nous apprend pas si *N. arenarum* est plus proche de *Podocnemis* ou d'*Erymnochelys*, mais elle nous montre qu'il est distinct des deux autres genres. Rappelons que de nombreux autres Pleurodires ont ces processus obliques : les Chelidae, les Pelomedusinae et *Nigeremys gigantea*. Plusieurs formes fossiles ne sont pas suffisamment conservées ou décrites pour que l'on sache si elles avaient une telle position : *Bothremys*, « *Podocnemis* » *elegans*, *? Roxochelys vilavilensis* (position semble-t-il un peu inclinée vers l'arrière, F. de Broin 1971) et, d'autre part, il est possible que cette position ait varié au cours du temps, bien que, logiquement, la condition primitive ait été la position oblique.

— Le faible développement des ailes ptérygoïdienne» postérieurement (17) est certainement un caractère primitif chez *N. arenarum* puisque le canal carotidien élargi est apparu secondairement. C'est un point où *Neochelys* rejoint *Nigeremys gigantea*, totalement dépourvu d'ailes ptérygoïdiennes (basicrâne très court postérieurement) mais pourvu d'un élargissement ventral du canal carotidien.

En définitive, *Neochelys* est dans l'ensemble plus proche d'*Erymnochelys* que des trois autres genres. Il s'en écarte par son museau (espace antéorbitaire court, narine non prolongée antérieurement dans la région préfrontale, absence de becs mandibulaire et prémaxillaire), ses échancrures latérale et dorsale un peu plus prononcées, son palais large pour sa longueur et ses ailes ptérygoïdiennes moins développées : il apparaît ainsi moins développé, moins spécialisé en quelque sorte qu'*Erymnochelys* et, surtout, que *Peltocephalus* et *Dacquemys*, sauf pour l'échancrure latérale. C'est dans cette absence de « spécialisation », c'est-à-dire de caractères fortement marqués, qu'il rejoint *Podocnemis*, lui-même orienté dans une autre voie que le groupe *Erymnochelys* par les caractères 1 à 5. On peut donc imaginer que du tronc commun des Pélomédusidés, se sont séparés d'une part *Podocnemis*, d'autre part la branche « érymnochélydienne » d'où est sorti peu après *Neochelys*. Il faudrait connaître davantage les crânes des « *Podocnemis* » du Crétacé supérieur d'Amérique du Sud pour vérifier cette hypothèse.

3 — PREMIERS REPRÉSENTANTS DE LA BRANCHE DE *Podocnemis* s. s. :

a) *? Roxochelys vilavilensis* de Broin, 1971 est peu connu par son crâne (processus trochléaires ptérygoïdiens un peu inclinés vers l'arrière, peut-être pas d'échancrure latérale, narine peut-être oblique et espace antéorbitaire court) ; sa mandibule est plus proche de celle de *Neochelys* que de celle de *Podoc-*

Source : MNHN, Paris

*nemis* (forme de la symphyse, absence de crêtes triturantes, bord latéropostérieur du bec presque vertical), mais elle n'est pas « érymnochélydienne » (la chorde du tympan ne traverse pas le *processus retroarticularis*, contrairement à *Neochelys* et *Erymnochelys*).

b) « *Podocnemis* » *elegans* Suarez, 1969 = ? *Roxochelys elegans* (Suarez, 1969), dont la carapace ressemble beaucoup à celle de l'espèce précédente, n'est pas encore bien connue par son crâne. Or celui-ci, d'après les dessins de son auteur, paraît engagé dans la voie de *Podocnemis* s. s. : l'espace interorbitaire est plus étroit que la narine externe et paraît bien concave, les orbites sont très orientées vers le haut, les condyles mandibulaires sont relativement longs. Mais il y a des caractères différents que l'on peut considérer comme primitifs : contact jugal-quadratojugal (comme dans le groupe *Erymnochelys*) et non-contact jugal-pariétal; crâne à museau court et palais large, échancrure temporale assez forte (si ce n'est pas un caractère primitif, c'est une ressemblance supplémentaire avec *Podocnemis*). L'absence de vue latérale ne nous permet pas d'estimer exactement le degré d'échancrure latérale qui paraît forte (différence avec *Erymnochelys* et *Peltocephalus*). Dans l'ensemble, je considère ces quelques éléments suffisants pour estimer que la lignée *Podocnemis* s. s. était déjà individualisée dans cette espèce au Crétacé supérieur.

4 — PREMIER CRÂNE D'*Erymnochelys* FOSSILE (SAINT-GERMAIN-EN-LAYE) :

J'ai déjà parlé p. 84 du crâne rapporté à ? *Palaeaspis bowerbanki* (Eocène inférieur d'Angleterre) et de ses affinités avec *Erymnochelys*, lesquelles ressortent mieux par comparaison du crâne et du tableau précédent. Mais le premier crâne certain d'*Erymnochelys* est celui de Saint-Germain-en-Laye (Lutétien) pour lequel Taugourdeau 1965 a proposé, sans description ni figure, le nom d'espèce *eremberti*. Le crâne était accompagné de restes de la carapace dorsale et du plastron. L'ensemble sera décrit et la diagnose de l'espèce établie dans une autre publication. Dès à présent, on peut remarquer un certain nombre de caractères.

*Description :* crâne aplati dorsoventralement et incomplet (portion antérieure des préfrontaux, partie postérieure du toit crânien et région otique) ; la mandibule est appliquée au crâne et difficile à extraire. Avec *E. madagascariensis* il a en commun les caractères 1, 2, 4 et 5 du tableau (le 3e n'étant pas observable). Pour les caractères 6 et 7, la partie supérieure de la narine externe fait défaut, mais il y avait un étrécissement de l'espace antéorbitaire à l'emplacement de l'encoche latérale d'*E. madagascariensis*. Le caractère 8 n'est pas observable (ce qui reste des préfrontaux est moins long que les frontaux). Le caractère 9 est conforme à l'espèce malgache. Les caractères 10, 11 et 12 ne sont pas observables. L'échancrure latérale (13) est nulle ; il y avait contact jugal-carré, et même le rebord ventral latéral est totalement rectiligne, sans même une légère encoche en arrière du maxillaire. D'après le plancher de la fosse nasale, il y avait une fosse prémaxillaire (14) (probablement peu profonde) pour le bec assez fortement redressé (relativement plus que chez *E. madagascariensis*) que l'on voit à la mandibule. Il y a un bec prémaxillaire (15) conformément à l'espèce malgache. Les processus trochléaires ptérygoïdiens (16) ne sont pas connus dans leur inclinaison : celui de gauche est brisé, celui de droite est masqué en partie par la mandibule et je pense qu'il était, au moins en partie, transversal (plus que chez *Pelusios* ou *Peltocephalus*, semble-t-il). Les ailes ptérygoïdiennes (17), développées mais brisées postérieurement, recouvraient au moins en partie les vastes canaux carotidiens à mur postérieur vertical, tout ceci conformément à *Erymnochelys*.

Ajoutons que les condyles mandibulaires des carrés sont courts et les processus articulaires bien dégagés en-dessous du *cavum tympani*, contrairement à *Podocnemis*, que les choanes paraissent courtes et probablement en partie divisées par un septum palatin. Le contour du crâne, dans sa partie conservée, est triangulaire (plus ou moins tronqué antérieurement suivant l'avancée des préfrontaux) comme chez *Erymnochelys*. Il y a une Suboculaire entourée successivement par le bord orbitaire, la Frontale, la Pariétale, la Massétérienne et la Maxillaire. L'avant de l'Interpariétale est légèrement encoché et amorcé en forme de cœur. L'individu était de grande taille (10 cm environ de l'avant jusqu'au condyle occipital et 8 à 8,5 cm de largeur aux condyles mandibulaires des carrés).

La mandibule est, par sa face ventrale, identique à celle d'*E. madagascariensis*, avec un bec un peu plus puissant et surtout avec un *processus retroarticularis* développé entourant le foramen de la

Source : MNHN, Paris

chorde du tympan. Dans les parties conservées, ce crâne ne se distingue de celui d'*E. madagascariensis* que par l'encoche latérale complètement absente et le bec un peu plus puissant. À mon avis, les préfrontaux devaient être moins projetés vers l'avant, comme chez *Dacquemys*; contrairement à ce dernier, le crâne de Saint-Germain-en-Laye n'a pas d'échancrure latérale, ses processus ptérygoïdes ne sont pas aussi obliques et ses orbites sont moins latérales. De *Peltocephalus* et de *Dacquemys* il n'a pas la fosse prémaxillaire aussi puissante et du premier il n'a pas le museau aussi allongé (espace antérobitaire long chez *Peltocephalus*).

Avec ce crâne, apparaît très nettement l'unité déjà mise en évidence par Williams 1954 c du groupe *Peltocephalus-Dacquemys-Erymnochelys*, unité même par rapport à *Neochelys*.

On se demande alors comment distinguer les genres, et c'est là qu'interviennent les carapaces.

5 — CONFRONTATION DES CARACTÈRES DES CRÂNES ET DES CARAPACES[1].

*a*) La carapace accompagnant le crâne de Saint-Germain-en-Laye est conforme, dans sa partie conservée, à celle d'*Erymnochelys madagascariensis* et notamment par les Gulaires qui se joignent en arrière de l'Intergulaire et par le sillon huméropectoral, en grande partie antérieur à la suture épihyoplastrale (sauf latéralement). Le plastron fragmenté n'est pas encore suffisamment reconstitué pour que des rapports de mesures soient donnés. Donc, d'après cet individu, on peut estimer que l'on a un représentant ancien du genre actuel *Erymnochelys*. Ce représentant vivait à une époque où *Neochelys* abondait en Europe : les deux genres sont différenciés donc au moins depuis cette époque lutétienne.

*b*) La carapace de *Dacquemys palaeomorpha* Williams, 1954 est inconnue. Mais à l'Oligocène du Fayum on a trouvé plusieurs carapaces typiquement « érymnochélydiennes » par le schéma Gularien : *Podocnemis fajumensis* Andrews, 1903, *P. blanckenhorni* Reinach, 1903 que Dacqué a mises en synonymie et dont Williams (1954 b) a envisagé l'appartenance à *Dacquemys* (*D. palaeomorpha* = *D. fajumensis*, sic). L'espèce *fajumensis* est considérée comme l'ancêtre d'*E. aegyptiaca* du Miocène du Fayum, qui a le même schéma Gularien.

Par son crâne, *Dacquemys* paraît trop spécialisé pour avoir été l'ancêtre de l'espèce malgache. Mais on peut se demander s'il convient de garder la distinction générique. À mon avis, non, si la carapace de l'espèce *fajumensis* accompagne le crâne de *Dacquemys*.

*c*) La carapace de *Peltocephalus*; malheureusement je ne la connais qu'avec ses écailles et d'après la littérature : l'Intergulaire sépare les Gulaires comme chez *Podocnemis* s. s.; Williams considère que les caractères crâniens sont suffisamment proches de ceux d'*Erymnochelys* pour que le schéma de ses écailles plastrales soit simplement convergent avec *Podocnemis*; or les Gulaires se joignent parfois en arrière de l'Intergulaire comme chez *Erymnochelys* (Siebenrock 1902 a). Il est donc possible que *Peltocephalus* soit issu du tronc « érymnochélydien » : ce doit être après la séparation de *Neochelys*, ce qui expliquerait les rapports plus étroits entre *Peltocephalus* et *Erymnochelys* que par rapport à *Neochelys*, et avant l'apparition de *Dacquemys* car je pense que ce dernier est trop spécialisé pour être l'ancêtre de *Peltocephalus*. On pourrait envisager que *Dacquemys* et *Peltocephalus* sont issus d'une même espèce du tronc « érymnochélydien », ce qui expliquerait la position inclinée commune des processus trochléaires ptérygoïdiens. Mais si la carapace de *Dacquemys palaeomorpha* est celle qui a reçu le nom d'*Erymnochelys fajumensis*, *Dacquemys* ne peut s'être séparé du tronc « érymnochélydien » que plus tard que *Peltocephalus*. D'autre part il serait intéressant de connaître la forme des condyles postérieurs des vertèbres cervicales de *Dacquemys* : chez *Peltocephalus*, ces condyles sont en forme de selle comme chez *Podocnemis*. Baur (1891, p. 417) considère que cette forme est dérivée de celle d'*Erymnochelys* ou des Pelomedusinae, en fait non spécialisée. Reste à expliquer l'arrivée de *Peltocephalus* en Amérique du Sud et justement dans la région où *Podocnemis* s'est réparti : un réexamen des carapaces pélomédusiennes d'Amérique du Sud permettra peut-être de voir quelques distinctions entre celles de *Podocnemis* et celles de *Peltocephalus*, et de trouver des représentants fossiles du second, peut-être dès le Crétacé. Williams (1954) avait envisagé l'origine de *Peltocephalus* à partir de la lignée « érymnochélydienne » dans une espèce du Burdigalien d'Afrique (Fayum) : « *Podocnemis* » *bramlyi*

1. Voir tableau 4, les répartitions géographiques et stratigraphiques des espèces citées ci-dessous.

Source : MNHN, Paris

Fourteau, 1920. Notons que chez celle-ci, outre l'Intergulaire séparant les Gulaires, le sillon huméropectoral est antérieur à la suture épihyoplastrale, ce qui ne semble pas être le cas de *Peltocephalus* et n'est pas celui de *Podocnemis* ; c'est en revanche le cas de plusieurs fossiles d'Europe comme « *Podocnemis* » *carbajosai* Jiménez, 1971a, du Lutétien d'Espagne, des spécimens de *Neochelys* dont l'Intergulaire ne joint pas les Pectorales, comme par exemple *N. capellinii* (Fig. 8) et d'un spécimen de l'Eocène inférieur du Languedoc (Fig. 26) appelé ici provisoirement *N.* cf. *eocaenica* : il est possible que « *P.* » *bramlyi* soit plutôt allié à *Neochelys* qu'à *Peltocephalus*. Or, rappelons que l'on a déjà parlé, à propos du *Neochelys* sp. de Dormaal (Belgique), de « *Stereogenys* » *podocnemoides* (Reinach 1900, pl. X) de l'Eocène supérieur du Fayum, espèce que je n'aurais pas hésité à attribuer à *Neochelys* si je l'avais trouvée dans l'Eocène supérieur de France. D'autre part, le fragment de crâne, provenant du Miocène de Moghora (Égypte) contemporain de « *Podocnemis* » *bramlyi*, semble être en relation avec *Neochelys* par la largeur de son palais.

En définitive, je pense que le tronc « érymnochélydien » est originaire d'Afrique, qu'il a engendré d'une part, *Neochelys* (par l'intermédiaire d'une forme encore inconnue, ce qui n'exclut pas *Elochelys*) et des formes comme « *Stereogenys* » *podocnemoides* puis « *Podocnemis* » *bramlyi* et, d'autre part, *Peltocephalus*, *Dacquemys* et *Erymnochelys*. Dans ces conditions je suis amenée à reconnaître la valeur des genres *Podocnemis* s. s., *Neochelys* et *Erymnochelys* dont on a des représentants fossiles dès le Crétacé supérieur et l'Eocène inférieur. Quant aux deux autres « genres » : pour *Dacquemys* il faudrait en retrouver un crâne en association avec la carapace, et pour *Peltocephalus* réexaminer sa carapace et sa mandibule et les confronter aux fossiles. En attendant, on peut les considérer soit comme faisant partie d'une subdivision taxonomique d'*Erymnochelys* (sous-genres), soit plutôt comme deux genres distincts issus tous deux de l'ancêtre d'*Erymnochelys*, postérieurement à la naissance de *Neochelys*.

6 — Première apparition de la branche d'*Erymnochelys*.

C'est au Sénonien d'In Beceten (Niger) que l'on trouve pour la première fois le schéma Gularien d'*Erymnochelys* (F. de Broin et al, 1974) : comme Tortues, le gisement a livré uniquement des restes de Pélomédusidés, mais fragmentaires et isolés. D'après les épiplastrons et entoplastrons, une espèce comportait le schéma des Gulaires jointives en arrière de la petite Intergulaire épiplastrale. Mais on remarque que le sillon huméropectoral ne dépasse antérieurement la suture épihyoplastrale que sur un seul spécimen. Toutes les plaques de la carapace dorsale, épaisses, sont fortement côtelées : c'est ce que l'on retrouve de façon très amoindrie chez *Neochelys*. Les fragments de crânes (fragments de maxillaires) montrent seulement deux caractères : 1) pas de crête intermarginale sur les surfaces triturantes ; 2) présence d'une échancrure latérale ventrale au moins égale à celle d'*Erymnochelys madagascariensis* (ce qui indiquerait que son absence totale sur le crâne de Saint-Germain-en-Laye peut être secondaire). Des onze fragments de dentaires, on tire les renseignements suivants : symphyse moins longue que chez *Neochelys* et surtout que chez *Erymnochelys madagascariensis*, arrondie antérieurement comme celle de *Neochelys* et de *? Roxochelys vilavilensis* ; surface triturante sans crêtes intermarginales, un peu plus large dans la partie symphysaire, concavité symphysaire arrondie plus courte que chez les trois formes citées ci-dessus, avec crêtes, limitant dorsalement et ventralement les *sulcus cartilaginis meckelii*, jointives sagittalement (celles de droite avec celles de gauche).

Ces restes de mandibule nous confirment ce que l'on pensait d'après *Neochelys* et *? Roxochelys vilavilensis*, à savoir : que la forme primitive de la mandibule du groupe est dépourvue de crête intermarginale (spécialisation chez *Podocnemis* et *Dacquemys*) et de bec puissant (spécialisation chez *Erymnochelys* et ses proches, *Dacquemys* et *Peltocephalus*), que *Neochelys* n'est pas issu d'*Erymnochelys* s. s., que la forme d'In Beceten ne doit pas être éloignée de la souche d'*Erymnochelys* et de *Neochelys*, mais pas non plus de celle de *Podocnemis*.

7 — Position de *Stereogenys* et de *Schwoeboemys*.

Ces deux genres (voir leur répartition Tableau 4) ont développé un palais secondaire par élargissement médial des palatins, d'une façon un peu différente de celle que *Dacquemys* a commencé à réaliser : chez *Stereogenys*, les palatins s'élargissent mais les maxillaires ne se joignent pas en arrière

Source : MNHN, Paris

des prémaxillaires ; chez *Dacquemys* comme chez certains *Podocnemis* et certains individus d'*Erymnochelys*, mais beaucoup plus longuement que chez eux, les maxillaires se joignent en arrière des prémaxillaires. J'ignore l'origine de ce groupe encore insuffisamment connu (crânes de *Schwoebeomys* incomplets et crâne de *Stereogenys* non révisé). Les proportions et les positions de la narine externe, des orbites, de l'espace interorbitaire et des processus trochléaires ptérygoïdiens semblent conformes à *Erymnochelys* et *Neochelys*, et il semble que les museaux soient longs comme chez le premier. Il faudrait également comparer *Stereogenys* et *Schwoebeomys* à *Pelusios*, surtout si l'on examine les carapaces :

*a*) Les carapaces de *Stereogenys libyca* Andrews, 1903 et *S. cromeri* Andrews, 1901 paraissent plus proches de celles de *Pelusios* et *Pelomedusa* par leur aspect général, même si les contours de leurs plastrons ne sont pas très différents de ceux de *Neochelys* et des espèces d'*Erymnochelys* du Fayum : la jonction des pleurales 1 en avant de la neurale 1 comme *Pelusios* et le *Platychelo*ïdes de Gadoufaoua (Niger), et l'étroitesse de la Vertébrale 1 par rapport à la nuchale comme chez *Pelusios*, sont encore des caractères qui pourraient les rapprocher de ce dernier et de sa lignée.

Il y a bien une certaine ressemblance avec *Neochelys*, *Elochelys perfecta* et *Erymnochelys* dans l'avancée du sillon huméropectoral par rapport à la suture épihyoplastrale, et avec les deux premiers dans la séparation des Humérales par l'Intergulaire, mais la jonction des bords latéraux de l'Intergulaire avec les Pectorales se fait en dehors de l'entoplastron, qui est d'ailleurs étroit et long par rapport aux autres genres ; c'est aussi ce qui distingue *Stereogenys* et *Taphrosphys*, genre où l'Intergulaire rejoint les Pectorales à l'arrière de l'entoplastron et sur lui.

*b*) Les carapaces de *Schwoebeomys gaffneyi* Wood, 1970 et *S. pilgrimi* Swinton, 1939 ne me sont pas connues. Wood (1970) rapporte à ce genre l'espèce *antiqua* Andrews, 1903, du Fayum : c'est une carapace à six neurales seulement, comme chez *Platycheloides* cf. *nyasae* et *Neochelys arenarum* ; sa forme large, le lobe antérieur court, l'encoche anale grande, et les bords latéraux du plastron rectilignes et convergents vers l'arrière rappellent *Bothremys*.

D'autre part les spécimens de carapaces du Fayum appelés « *Podocnemis* » *stromeri* par Reinach 1903 ont aussi des convergences avec *Bothremys barberi* et ressemblent par leurs contours et le nombre des neurales (six) à l'espèce *antiqua* : il se peut qu'*antiqua* et *stromeri* soient synonymes. Mais on ne connaît pas les écailles du plastron d'*antiqua* et les raisons de son affiliation au genre *Schwoebomys* par Wood. Quant aux écailles du plastron de *P. stromeri*, elles sont peu différentes de celles de *Neochelys*.

Une autre espèce d'Afrique pourrait encore être comparée, par ses contours, aux précédentes du Fayum : *P. somaliensis* C. A. Walker, 1966, de l'Eocène moyen de Somalie, dont les écailles ne sont pas connues.

En définitive, il est trop tôt pour trouver les affinités de toutes ces espèces et la façon dont les Pelomedusinae et les Podocnemidinae se sont séparés.

## Deuxième espèce de France : le « complexe » *Neochelys eocaenica*.

INTRODUCTION :

L'espèce *N. eocaenica* (De Stefano, 1902 c) est redéfinie ici sur six spécimens de carapace, dont cinq seulement ont été retrouvés et examinés, provenant d'un groupe de localités proches situées sur une même formation géologique, le Grès d'Aigne, d'âge lutétien supérieur ou bartonien inférieur (voir M. Richard 1946).

A cette espèce j'adjoins tous les spécimens de *Neochelys* de France provenant du Guisien au Bartonien supérieur : certains indices militent en faveur de la présence de plusieurs espèces ou plutôt sous-espèces dans le groupe, mais les restes sont insuffisants pour établir des séparations claires et c'est pourquoi je parle de « complexe » ou d'espèce au sens très large. J'adjoins également *N. salman-*

Source : MNHN, Paris

*ticensis* (Jiménez, 1972), provenant du Lutétien moyen d'Espagne (Teso de la Flecha, Gorrales) et « *Podocnemis* » *entodermica* (Teso de la Flecha) du même auteur, certains spécimens espagnols ne pouvant être distingués de *N. eocaenica*. On verra qu'à la limite on pourrait y intégrer *N. capellinii*.

Je n'inclus pas « *Podocnemis* » *carbajosai* Jiménez, bien que la configuration des écailles plastrales soit peu distincte de celle de *N. capellinii* (voir Fig. 7, 8 et 55) et d'un spécimen rapporté ici à *N.* cf. *eocaenica*, à cause de sa nuchale très longuement recouverte par la Marginale 1, ce qui ferait plutôt penser à *Palaeaspis* qu'à *Neochelys*; toutefois ce genre anglais étant insuffisamment connu, notamment par ses écailles plastrales, on ne peut se prononcer sur ses relations avec l'espèce espagnole que je n'ai pas observée personnellement.

Le diagnose de l'espèce *eocaenica* comporte pour certains caractères des astérisques qui renvoient aux variations présentes dans le complexe en France. J'ai indiqué le nombre de spécimens où les caractères peuvent être observés. Aucun n'est complet.

**1. *Neochelys eocaenica* (De Stefano, 1902c) s. s.**

*Synonymes :*

a. *Cistudo eocaenica* De Stefano, 1902c, *Bull. Soc. Geol. it.*, vol. XXI, p. 284-293, pl. XI, fig. 1.
= *Ocadia eocaenica* (De Stefano) *in* Botez, 1921, *Bull. S.G.F.*, 4e sér., t. 21, p. 83-84, pl. V, fig. 1 et 2.
= *Cistudo eocaenica* De Stefano, *in* Bergounioux, 1935, p. 43.
b. *Ocadia bassani* De Stefano, 1906, *Bull. Soc. Geol. it.*, vol. XXV, p. 535-542, 2 fig.
c. *Polysternum cassani* Bergounioux, 1935, p. 43-45, fig. 6, 7 et pl. I, fig. 1.
d. *Polysternum cassani in* Bergounioux, 1936a, fig. 1, pl. I, fig. 1.
e. *Testudo* sp, *pro parte*, *in* Bergounioux, 1935, p. 42.

DIAGNOSE :

Espèce connue par des spécimens de carapaces dont les plus grandes atteignent 35 à 40 cm de longueur médiane (*1). Marginale 1 environ deux fois plus large que longue, chevauchant la nuchale sur environ un quart de la longueur antérieure de son bord latéral (un spécimen). Six à huit neurales (quatre spécimens). Lobe antérieur du plastron trapézoïdal à angles antérieurs arrondis (trois spécimens). Longueur de l'entoplastron inférieure à la distance qui sépare cette plaque de la suture hyohypoplastrale et inférieure à deux fois la distance qui sépare cette plaque du sillon pectoroabdominal (quatre spécimens). Gulaires (deux spécimens) atteignant juste et chevauchant, éventuellement d'un côté, très peu l'entoplastron (*2). Intergulaire égale à la Gulaire au bord antérieur (*3), se prolongeant jusqu'aux Pectorales (*4) pour séparer un peu les Humérales en un V étroit (*5).

Variations à l'intérieur du complexe *eocaenica* :

*1 : Dimensions : individus pouvant atteindre environ 45 à 55 cm de longueur de carapace dordale.

*2 : Gulaires : ne chevauchant pas du tout l'entoplastron ou un peu seulement et éventuellement d'un seul côté, ou se prolongeant jusqu'à la mi-longueur des bords latéraux de l'Intergulaire sur l'entoplastron.

*3 : Intergulaire nettement moins large à plus large que chaque Gulaire au bord antérieur.

*4 : Intergulaire : non prolongée jusqu'aux Pectorales et ne séparant pas complètement les Humérales.

*5 : Intergulaire : prolongée jusqu'aux Pectorales en un V large occupant plus du tiers de la largeur de l'entoplastron au niveau de la section de la suture épientoplastrale par le sillon huméropectoral.

Localités et horizon stratigraphique :

Département de l'Aude et de l'Hérault, Fig. 54, communes de La Livinière (point 4), Pépieux (6), Gésseras (7), Azillanet (9), Olonzac (8). Grès d'Aigne, Lutétien supérieur ou Bartonien inférieur.

Source : MNHN, Paris

*Matériel :*

— Série type : Holotype, MNHN, OLZ 2, carapace dorsale conservée à partir des pleurales 2, Fig. 19, et *in* De Stefano, 1902 c, pl. XI fig. 1; avec la partie correspondante du plastron figurée *in* Botez, 1921, pl. V; provenance : commune de Pépieux près Azillanet, à la limite de la commune de Gésseras.

Hypodigmes : MNHN (École des Mines) OLZ 1, carapace dorsale postérieure avec partie correspondante du plastron, figurée *in* De Stefano, 1906 fig. 1-2 (*Ocadia bassani*, type), même provenance que l'holotype; UD 91-5059, carapace dorsale partielle, figurée *in* Bergounioux, 1936 a, fig. 6 (*Polysternum cassani*, type) avec plastron partiel, Fig. 21; provenance : Azillanet; MHNT, carapace dorsale partielle, Fig. 20 (*Testudo* sp. Bergounioux, 1935, p. 42), avec moulage de la partie correspondante du plastron; provenance : Olonzac; UL 1, 92870, demi-plastron antérieur partiel, pl. I fig. 4 et figuré *in* Bergounioux, 1936, pl. I (*Polysternum cassani*); provenance : La Livinière; UL 1, 92181 et 92180, un humérus gauche et un fémur droit partiels. Quatre fragments d'Azillanet appartenant autrefois à l'Université de Dijon n'ont pas été retrouvés; la seule trace qu'il en reste est la photographie de *Polysternum cassani*, Bergounioux, 1935, pl. I, dont la figure 1 est reprise ici Fig. 22.

Les nouvelles fouilles menées par une équipe de paléontologues de Montpellier à Félines (Fig. 54, point 5, Marnes à Tortues et Limnées) et La Livinière 2 (Fig. 54, point 4, Marnes jaunes à Tortues et Mammifères) ont livré quelques restes de Pelomedusidae d'attribution incertaine au complexe *N. eocaenica*.

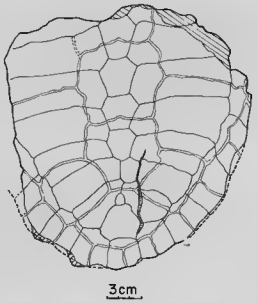



FIG. 19. — *Neochelys eocaenica* (De Stefano, 1902); Pépieux-Azillanet, Lutétien — Bartonien; MNHN, OLZ 2, holotype, × 0,28. Fragment postérieur de carapace dorsale, face dorsale.

DESCRIPTION COMPLÉMENTAIRE À LA DIAGNOSE :

*Carapace dorsale à contour ovale, moyennement bombée :*

— Dimensions : spécimen MHNT : 195 mm conservés jusqu'au milieu de la pleurale 8, soit environ 250 mm de longueur; UD 91-5059 : 270 mm conservés et OLZ 1, OLZ 2 : 240 mm conservés, soit environ 350 mm de longueur totale.

— Neurales : holotype OLZ 2; Fig. 19 : sachant qu'il y a huit paires de pleurales dont la première enserre la neurale 1, le nombre total était de sept; présence aberrante d'une petite plaque surnuméraire juste en avant de la suprapygale. Hypodigmes : OLZ 1, sept neurales; UD 91-5059, huit neurales; MHNT, d'après le moulage, sept neurales bien conservées et possibilité de la présence d'une huitième.

— Décoration : impression de sillons vasculaires sinueux et courts plus ou moins dichotomisés habituels aux Pelomedusidae. Pas de costulations rayonnantes contrairement à *N. arenarum* et *capelli-*

Source : MNHN, Paris

*nii*. Surface de l'holotype très finement striée par place, indiquant la présence probable d'une peau extrêmement fine.

— Nuchale et Marginales 1 : imparfaitement conservées sur le spécimen d'Olonzac MHNT, Fig. 20, seulement : Marginale 1 (M1) très courte : longueur inférieure au quart antérieur du bord latéral de la nuchale (nu), largeur égale à deux fois la longueur, bord latéral rectiligne, non arrondi ; elle empiète peu sur la périphérique 1 (per 1) recouverte principalement par la Marginale 2 (M2) grande.

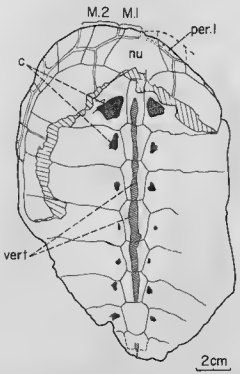



FIG. 20. — *Neochelys eocaenica* ; Olonzac, Lutétien — Bartonien ; MHNT, « *Testudo* sp. », Bergounioux, 1935, p. 42, × 3/7. Carapace dorsale, face dorsale ; pour la partie médio-postérieure, moulage de la face interne.
*c*, extrémité libre des côtes ; *M. 1*, *M. 2*, Marginales 1 et 2 ; *nu*, nuchale ; *per. 1*, périphérique 1 ; *vert*, restes de vertèbres.

*Plastron :*

— Épaisseur variable avec les individus mais relativement plus forte que celle des plastrons de Rians, sauf pour le spécimen de La Livinière.

— Face ventrale : Holotype OLZ 2 et hypodigme OLZ 1, pas de renseignements sur l'espèce, la partie antérieure faisant défaut. MHNT (Olonzac) : moulage montrant le bord du lobe antérieur arrondi et l'entoplastron plus court que la distance qui le sépare de la suture hyohypoplastrale. UD 91-5059 (Fig. 21) ; entoplastron plus court que la distance qui le sépare de la suture hyohypoplastrale : mésoplastron traversé longitudinalement et médialement par le sillon huméropectoral antérieur à la suture épihyoplastrale, la joignant juste au bord, comme chez la plupart des spécimens de *N. salmanticensis*.

Les spécimens UL I 92870 (Bergounioux 1936a, pl. I fig. 1) et celui de l'Université de Dijon, non retrouvé (Bergounioux 1935, pl. I fig. 1 et ici Fig. 22) présentent les caractères du complexe (coins latéraux du bord antérieur arrondis, longueur de l'entoplastron inférieure à la distance qui le sépare de la suture hyohypoplastrale et inférieure à deux fois celle qui le sépare du sillon pectoroabdominal) et ceux de l'espèce au sens strict : largeur antérieure de l'Intergulaire égale à celle des Gulaires, contact Intergulaire-Pectorales très étroit et Gulaires chevauchant à peine l'entoplastron (comme les spé-

Source : MNHN, Paris

cimens 263 et 245 A de *N. salmanticensis* Jiménez, 1968, Université de Salamanca). Sur les deux spécimens, le sillon huméropectoral est bien antérieur à la suture épihyoplastrale. Le lobe postérieur est connu par trois spécimens dont l'holotype et celui de la Fig. 21 (UD 91-5059); il comporte une encoche anale faible et très large et des bords latéraux peu arrondis. La longueur du pont du spécimen figuré paraît courte du fait de la déformation subie par le fossile à l'avant de l'encoche axillaire.

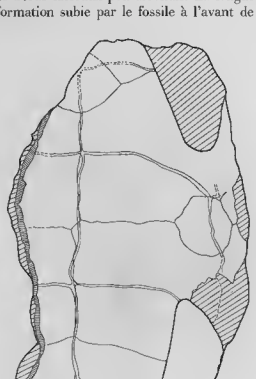



FIG. 21. — *Neochelys eocaenica*; Azillanet, Lutétien — Bartonien; UD. 91-5059, « *Polysternum cassani* » Bergounioux, 1935, × 3/7. Plastron, face ventrale.

— Face dorsale : connue par le demi-plastron antérieur UL 1 92870, pl. I fig. 4 : la morphologie est conforme à celle de *N. arenarum*, sauf que les coins latéraux arrondis du lobe antérieur ne sont pas redressés et sont simplement plus épais à l'extrémité latérale des Gulaires, comme chez *N. capellinii*; les fossettes antéromédiales des épiplastrons sont bien marquées. Entoplastron : les crêtes d'insertions musculaires et ligamentaires forment un trident comme chez *N. salmanticensis*, alors que chez *N. arenarum* la branche médiane antérieure n'est pas ou pratiquement pas développée.

## 2. Autre matériel français rapporté au complexe *N. eocaenica*.

INVENTAIRE :

*a.* Eocène inférieur de l'Est du Bassin Parisien. Le matériel de la collection Lemoine (MNHN, Agéen Lemoine, Al.) et celui récolté par MM. Russell et Louis (coll. MNHN), M. Poirier et MM. Méniel et Leconte dans les Sables à Unios et

Source : MNHN, Paris

Térédines cuisiens et dans le niveau sparnacien comportent plusieurs centaines de fragments de Tortues « lisses » (non trionychoïdes) ayant appartenu, soit à des Emydidae (voir *Palaeochelys*), soit à des Pelomedusidae : parmi ceux-ci on reconnaît plusieurs pièces attribuables à *Neochelys*, probablement le seul Pélomédusidé de la région.

Les localités sont situées ici sur la Fig. 50 et sont : Avenay (numéros des spécimens précédés du sigle AV), Sparnacien, point 12 ; Condé-en-Brie, limite Sparnacien-Cuisien, point 17 ; Crauves (CR), Cuisien, point 24 ; Cuis (AL), Cuisien présumé, point 25 ; Mancy (MA et UL coll. Michaux), Cuisien, point 26 ; Monthelon (MT), Cuisien, point 27 ; Chavot (coll. Méniel et Leconte), Cuisien, point 28.

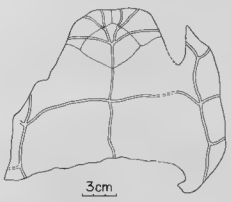



FIG. 22. — *Neochelys eocaenica* (De Stefano, 1902) ; Azillanet, Lutétien — Bartonien ; d'après « *Polysternum cassani* » Bergounioux, 1935, pl. I, fig. 1, × 0,28. Partie antérieure du plastron, face ventrale.

S'y ajoutent quelques pièces appartenant au Musée de la Faculté des Sciences (Géologie) de Turin, de localisation imprécise : « Épernay » (ville représentée par le point 19, Fig. 50), et pour lesquelles le niveau sparnacien n'est pas sûr.

De *Neochelys*, le matériel comporte principalement les pièces suivantes :

— un fragment de mandibule, AV 9177, pl. III fig. 4, et un fragment de scapuloprocoracoïde AV 9211 ;

— un épiplastron droit partiel de Condé-en-Brie.

— Dans le niveau cuisien :

— Carapace dorsale : une nuchale, CR 9193, pl. III fig. 10 ; sept périphériques : CR 9192 et CR 9191, pl. III fig. 7 et 11, CR 9281, CR 9290, CR 9194 et CR 9195, MA 9261, pl. III fig. 9 ; une pleurale I gauche, CR 9285 ; une neurale CR 9203, pl. IV fig. 5 ; peut-être les neurales CR 9298 et CR 9294 ; une pleurale CR 9188, pl. IV fig. 6 ; peut-être la pygale CR 9297.

— Plastron : un épiplastron gauche, UL, coll. Michaux, Mancy ; un hypoplastron droit, MA 9237, pl. III, fig. 5-6 ; un fragment d'hypoplastron gauche, AL 9206 ; un hypoxiphiplastron droit, coll. Poirier, Crauves, pl. IV fig. 7-8 ; un xiphiplastron droit, AL 9204, Cuis, pl. V fig. 3-4 ; un xiphiplastron gauche, CR 9190, pl. V fig. 5 ; un xiphiplastron partiel, MT 9249 ; un entoplastron, Musée Turin, Épernay, pl. V fig. 7-8 (Sparnacien ou Cuisien) ; un lobe antérieur, coll. Méniel et Leconte, Chavot, pl. V fig. 9.

— Membres et ceintures : un fragment de bassin droit CR 9288, pl. V fig. 6 ; un fémur partiel, CR 9289, pl. III fig. 8 ; un fragment d'humérus, Crauves.

— Mandibule : un fragment de symphyse, UL, coll. Michaux, Mancy.

*b.* Argenton-sur-Creuse (Indre), Fig. 51, point 1, Lutétien, associés à des Crocodiles (*Diplocynodon* sp. et *Pristichampsus rollinati*) coll. MNHN : un lobe antérieur de plastron, AC 162, pl. V fig. 1-2 et Fig. 23, associé au fragment antérieur de sa carapace dorsale ; un fragment de xiphiplastron, AC 161 ; une portion de carapace dorsale juvénile, coll. de Vibraye 1895-13.

*c.* Issel (Aude) : Lutétien supérieur.

MNHN : ISL 10, une nuchale et trois fragments indéfinissables donnés au Muséum par Dodun : « Émyde des couches à graviers des environs de Castelnaudary ; Cuvier, ossemens fossiles, 1836, p. 226 ».

$UM_3$ : deux fragments de pleurales, deux périphériques, un fragment d'hyoplastron. Cervais 1859, pl. 53 fig. 1-2, figure une carapace sous le nom d'*Emys* sp. (p. 439) qui n'a pas été retrouvée à Montpellier.

Fragments dont l'appartenance à un Pélomédusidé est certaine mais dont l'attribution à *Neochelys* est incertaine :

MHNB : le moulage de la partie postérieure d'une grande carapace dorsale (accompagné d'une étiquette mentionnant « *Clemmys chaixei* » par erreur, mais portant le nom d'Issel gravé dans la pièce).

MHNT : quelques fragments de carapaces dorsales.

Source : MNHN, Paris

*d.* Languedoc, « Lutétien » du Minervois ou Bartonien du Castrais.

$IM_2$ : coll. de Christol 1805 : un fragment de plastron antérieur (Fig. 24 et pl. I fig. 7) avec le moulage de la partie correspondante de la carapace, marquée « *Emys* sp. » ;

– coll. de Christol : une carapace dorsale sans la bordure périphérique (Fig. 25) et avec le plastron (Fig. 26), marquée « *Testudo* » ;

– sans collection : un moulage de la carapace et du plastron, Fig. 27 marqué « *Clemmys pougeti* Bergounioux, Bartonien du Castrais », nom dont je n'ai pas retrouvé la trace dans les publications de cet auteur. Il s'agit peut-être d'un spécimen de l'espèce que Bergounioux, 1935 appela *Polysternum mengaudi* et qu'il fonda sur une pièce provenant de la molasse de Sicardens, Bartonien du Castrais, pièce qui n'a pas été retrouvée dans les collections du Musée de Toulouse.

*e.* Provenance inconnue : MHNB, « *Clemmys chainei* »Bergounioux, 1935 : un moulage interne d'une grande carapace avec plastron (pl. V fig. 11). Il est dit que ce spécimen provient de l'Aquitanien de Saint-Côme point 54, Fig. 54, mais MM. Magne et Ringeade, de Bordeaux, n'ont pas reconnu dans la gangue du fossile le sédiment calcaire de cette localité.

DESCRIPTION :

a) *Matériel de l'Est du Bassin Parisien.*

*Neochelys* sp. : il n'est pas possible de reconnaître l'espèce à laquelle appartenait la mandibule partielle d'Avenay, fig. 4 pl. III : le fragment ressemble aussi bien à celui de *N. arenarum* figuré pl. II fig. 7 qu'à un spécimen de Mancy (Cuisien) ; son appartenance au complexe *eocaenica* est douteuse, mais pas impossible.

Du matériel cuisien, je ne décrirai que quelques éléments :

*Neochelys* cf. *eocaenica* : épiplastron droit partiel de Condé-en-Brie : très épais au contact entoplastron et hyoplastron, mais la partie postérieure avec le sillon huméropectoral n'est pas conservée. La Culaire mord sur l'entoplastron et elle est plus large (21 mm) au bord antérieur que la portion de l'Intergulaire (9 mm) chevauchant la pièce, dans une proportion qui nous permet de supposer qu'elle était plus large que cette dernière (*3).

Spécimens du niveau cuisien des Sables à Unios et à Térédines ; *Neochelys* cf. *eocaenica* :

– Les dimensions des individus sont variées : de 20 à 40 cm de longueur de carapace dorsale, par estimation.

– Décoration habituelle aux Pelomedusidae, mais pas de trace de côtes divergentes sur les restes de carapaces. Parfois la surface des plaques est granuleuse. Les sillons sont particulièrement enfoncés, sinueux, et le bord des Marginales est en surplomb par rapport aux Vertébrales et Costales.

– Éléments de la carapace dorsale : si les périphériques 1 figurées pl. III fig. 9 et 11 sont correctement attribuées à *Neochelys*, on peut dire que les bords latéraux de la Marginale 1 ne sont pas arrondis et que la Vertébrale 1 frôlait la nuchale. D'après la nuchale, pl. III fig. 10, la Marginale 1 couvrait la plaque sur le tiers antérieur de son bord latéral ; le sillon postéro-médial de l'écaille est arrondi, si bien que la jonction médiane des deux Marginales 1 est courte.

– Éléments du plastron : les écailles du lobe antérieur sont observables sur plusieurs spécimens incomplets :

Le lobe antérieur, de Chavot, pl. V fig. 9, montre que l'Intergulaire est longue ; ses côtés latéraux sont parallèles ; son bord antérieur est plus étroit que celui des Culaires (*3) ; son bord postérieur est largement en contact avec les Pectorales (*5) suivant un V plus large que le tiers de la largeur de l'entoplastron à la hauteur où le sillon huméropectoral traverse la suture épientoplastrale ; ce sillon est antérieur à cette suture, sauf au bord du lobe ; la Culaire gauche seule (*2) mord (à peine) sur l'entoplastron, comme à Condé-en-Brie.

L'épiplastron de Mancy, comme le précédent et celui de Condé-en-Brie, a une Intergulaire moins large que la Culaire au bord antérieur (*3) ; comme sur le côté droit du fragment de Chavot, la Culaire ne mord pas sur l'entoplastron (*2). Le sillon huméropectoral a le même trajet que sur ce spécimen et comme sur celui de Condé-en-Brie, le bord postérieur de l'os est épais.

L'entoplastron d' « Épernay » (pl. V fig. 7-8) est conforme à celui du spécimen de Chavot, sauf qu'aucune des deux Culaires ne mord sur lui et que l'Intergulaire s'élargit antérieurement ; sa face

Source : MNHN, Paris

dorsale montre le Y d'insertions musculaires (ins.musc.) et ligamentaires à larges branches latérales arrondies et basses et à fine crête médiane antérieure qui ne joint pas tout à fait le Y.

Hypoplastrons et xiphiplastrons : la plupart appartenaient à des plastrons larges et massifs d'environ 30-35 cm de longueur ; un spécimen plus gracile provenait d'un plastron d'environ 25 cm.

Les bords latéraux des lobes postérieurs étaient arrondis légèrement et les encoches anales courtes et larges.

TABLEAU 3. — (Mesures en mm). Plastron de *Neochelys* sp. du Cuisien du Bassin Parisien. Variations de proportions entre quelques spécimens, comparés à quelques échantillons de *N. arenarum*.

| | Hypoplastron | 1. Largeur à l'encoche inguinale | 2. Longueur maximum | % 1/2 |
|---|---|---|---|---|
| Cuisien | Pl. III, fig. 5-6 | 70 | 96 | 73 |
| | Pl. IV, fig. 8 | 55 | 75 | 75 |
| Neochelys arenarum | RI 45 | droit 48 | 49 | 97,9 |
| | Pl. II, fig. 11 | gauche 49 | 57 | 85,9 |
| | RI 135 | 50 | 56 | 89,2 |
| | RI 11 | 37 | 48 | 77,1 |
| | **Xiphiplaatron** | **1. Largeur maximum** | **2. Longueur maximum** | **% 1/2** |
| Cuisien | Pl. V, fig. 4 | 60 | 82 | 73 |
| | Pl. V, fig. 5 | 70 | 85 | 82 |
| | Pl. IV, fig. 8 | 44 | 60 | 73 |
| Neochelys arenarum | Pl. III, fig. 15 | 37 | 42 | 88 |
| | Pl. III, fig. 16 | 38 | 51 | 74,5 |
| | Pl. II, fig. 11 | droit 45 | 44 | 102,1 |
| | | gauche 42 | 43 | 97,6 |

Les exemples donnés dans le tableau 3 nous montrent le danger qu'il y a à utiliser un très petit nombre de spécimens puisqu'il y a plus d'écart entre les côtés droit et gauche de certains spécimens de *Neochelys arenarum* qu'entre cette espèce et les éléments du Cuisien. Mais il semble toutefois que l'espèce *arenarum* soit plus large que l'espèce cuisienne.

— Élément de mandibule : le seul conservé (UL, coll. Michaux, Mancy) est un fragment de symphyse avec une partie de la branche antérieure droite dentaire : il ne se distingue pas de celui d'Avenay et de ceux de *N. arenarum* pour la région symphysaire, mais la branche droite est un peu moins élargie à la surface triturante que chez l'espèce de Rians.

Source : MNHN, Paris

b) *Matériel d'Argenton-sur-Creuse.*

*Neochelys* cf. *eocaenica* :

— La petite carapace juvénile, dont l'avant n'est pas dégagé dorsalement, mesure 80 mm de longueur depuis la nuchale jusqu'à la suprapygale, c'est-à-dire pas plus de 100 mm au total. Pas de décoration particulière. Sept neurales. Marginale 1 : couvre la nuchale sur environ 3/7 de son bord latéral antérieur (un peu moins de sa moitié) ; son bord latéral est rectiligne ; ses proportions (5 mm de longueur médiane sur 7 mm de largeur maximum) montrent qu'elle est relativement longue. Les bords latéraux de la nuchale sont peu arrondis (caractère juvénile ?).

— Spécimen AG 162 : restes d'un individu qui a pu atteindre 380 à 400 mm de longueur de plastron.

— Carapace dorsale : pas de décoration particulière, mais le fragment n'est qu'une toute petite partie antérieure de la région médiane ; il montre les relations de la Marginale 1 et de la nuchale, dont les bords latéraux sont bien arrondis comme sur la nuchale figurée des Sables à Unios (pl. III fig. 10) : la Marginale 1 (10,5 mm de longueur et 24 mm de largeur) est très courte et large ; elle chevauche le bord latéral de la nuchale sur à peine le quart antérieur de sa longueur déployée ; son bord postérieur est arrondi mais moins que sur la nuchale de Grauves et son bord antérieur moins large que le postérieur, comme chez *N. arenarum*.

On ne sait si ce spécimen est un adulte de l'espèce à laquelle appartenait la petite carapace précédente et s'il faut mettre sur le compte des variations avec l'âge les différences entre les deux pièces.

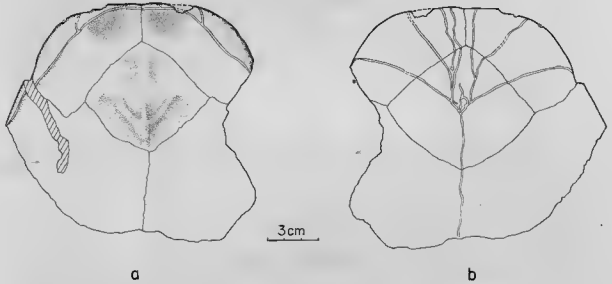



FIG. 23 a, b. — *Neochelys* cf. *eocaenica* (De Stefano, 1902) ; Argenton-sur-Creuse, Lutétien ; MNHN, AG 162, × 3,7. Lobe antérieur du plastron, faces dorsale et ventrale.

— Plastron : lobe antérieur incomplet (Fig. 23 et Pl. V fig. 1-2). Conforme à *N. eocaenica* par l'arrondi du bord du lobe ; sillon huméropectoral totalement antérieur à la suture épihyoplastrale ; subdivisions aberrantes de l'Intergulaire et de la Gulaire droite ; Intergulaire plus étroite au bord antérieur que la Gulaire gauche (*3), joignant les Pectorales en un V relativement étroit (inférieur au tiers de la largeur de l'entoplastron à la hauteur du croisement de la suture épihyoplastrale et du sillon huméropectoral) ; Gulaires chevauchant longuement l'entoplastron (*2), plus que chez tout autre spécimen de *Neochelys*. Face dorsale conforme à celle de *N. eocaenica* : fossettes épiplastrales, bourrelet marginal épaissi à la jonction Gulaire-Humérale mais non redressé aux deux coins (arrondis) du lobe, crêtes entoplastrales en trident, à branches latérales antérieures larges et crête médiane fine.

Source : MNHN, Paris

c) *Matériel d'Issel.*

— MNHN, coll. Cuvier : *Neochelys eocaenica :* la nuchale ISL 10 est de la dimension de celle de Crauves, Pl. III fig. 10, à quelques mm près : le bord postérieur des Marginales est un peu moins arrondi et les sillons un peu moins enfoncés ; la Marginale 1 chevauche le bord latéral de la plaque sur un peu moins du tiers antérieur de sa longueur déployée.

— MHNB : ? *Neochelys* sp. : la portion de grande carapace gravée ISSEL ne peut être déterminée. Je la place ici, à cause de la présence de *Neochelys* dans le gisement et parce qu'elle est pélomédusidienne, mais elle peut appartenir à un autre genre indéfini. Elle est remarquable par ses grandes dimensions : 430 mm de large à la hauteur de la neurale 5 et 400 mm de long entre les extrémités postérieures de la neurale 3 et de la pygale, ce qui représentait approximativement une longueur totale de 550 mm (*1). Présence de huit neurales (les trois premières non conservées, les suivantes par le moulage seulement). La carapace est moyennement bombée.

N. B. : Signalons que des fouilles récentes à Saint-Papoul (Aude), Fig. 54, point 3, par une équipe de Montpellier, dans la grande carrière des Tuileries du Lauragais, a fourni des restes de Tortues extraites de la barre de grès couvrant les argiles ; il s'agit d'une périphérique, d'une pleurale et d'un fragment d'hypoplastron droit appartenant probablement à un Pélomédusidé. Le gisement de Saint-Papoul n'est pas très éloigné de celui d'Issel.

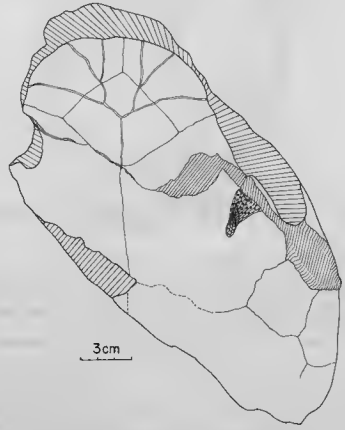



FIG. 24. — *Neochelys eocaenica :* Languedoc (Hérault ?), Eocène supérieur ; UM 2, Coll. Christol, 1865 (« *Emys* sp. »), × 3/7. Fragment antérieur du plastron, face ventrale.

d) *Matériel du Languedoc.*

— *Neochelys eocaenica*, Fig. 24 et Pl. I fig. 7 : grand spécimen d'environ 300 à 350 mm de longueur de plastron : 165 mm de longueur médiane depuis le bord antérieur jusqu'à la suture hyohypo-

Source : MNHN, Paris

plastrale. Deux petites différences par rapport aux deux spécimens de la série type de *N. eocaenica* : 1) Intergulaire plus large que les Gulaires au bord antérieur (*3), comme chez *N. capellinii* et la plupart des spécimens de *N. salmanticensis*, et contrairement à *N. arenarum*, aux spécimens du Cuisien de l'Est du Bassin Parisien et à ceux d'Argenton où elle est moins large ; 2) Intergulaire joignant largement les Pectorales (*5), un peu plus que sur les extrêmes de *N. salmanticensis* et comme sur les spécimens du Cuisien de la Marne. Comme chez *N. eocaenica*, l'entoplastron est moins long que la distance qui le sépare de la suture hyohypoplastrale et le sillon huméropectoral est antérieur à la suture épihyoplastrale.

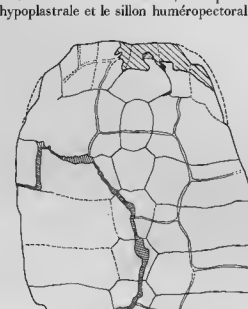



FIG. 25. — *Neochelys* cf. *eocaenica* (De Stefano, 1902) ; Languedoc (Hérault ?), Eocène supérieur ; UM 2, coll. Christol, 1865 (« *Testudo* »), × 0,21. Carapace dorsale, face dorsale ; pour la partie médio-postérieure gauche, moulage de la face interne.

— *Neochelys* cf. *eocaenica*, Fig. 25 et 26 ;

— Dimensions : longueur de la carapace dorsale : 450 mm (présumés) dont 400 conservés ; largeur 290 à 300 mm (présumés) dont 266 conservés ; hauteur maximum 180 mm. Plastron : longueur médiane jusqu'au fond de l'encoche anale, 366 mm ; longueur totale jusqu'à l'extrémité xiphiplastrale, 380 mm (présumés).

— Décoration : fin réseau de sillons anastomosés serrés et enchevêtrés ; pas de costulations divergentes.

— Carapace dorsale, Fig. 25 ; presque toute la bordure périphérique fait défaut, la carapace est fortement bombée (d'autant plus qu'elle est un peu comprimée latéralement), à peu près comme chez *Neochelys « nicolisii »* d'Avesa. Le bord antérieur est à peine encoché, la périphérique 2 est anguleuse près de la jonction des Marginales 2 et 3, comme chez *N. capellinii* et *N. arenarum*. Nuchale : paraît étroite, du fait de sa position inclinée par suite de la compression latérale de la pièce, et chevauche la périphérique 1 droite. Il est difficile de suivre les contours de la Marginale 1 qui paraît plus large que longue. Sept neurales larges.

— Plastron Fig. 26 : comprimé postérieurement de sorte que la partie gauche du lobe postérieur chevauche postérieurement sa partie droite. Les bords latéraux du lobe postérieur sont brisés et pourraient avoir été plus arrondis que sur le dessin. Morphologie : conforme à celle de *N. eocaenica* (Fig. 21, 22)

Source : MNHN, Paris

avec le sillon huméropectoral bien antérieur à la suture épihyoplastrale, l'entoplastron moins long que la distance qui le sépare de la suture hyohypoplastrale, l'Intergulaire aussi large antérieurement (par estimation) que les Gulaires qui atteignent juste l'entoplastron ; différente de celle de *N. eocaenica* par l'Intergulaire qui n'atteint pas les Pectorales (?4), de même que chez *N. capellinii*, et se termine par un V très large en avant d'elles. Cette différence justifie-t-elle une distinction spécifique ? Je ne le pense pas puisque chez *N. arenarum* l'Intergulaire joint ou non les Pectorales. Cette disposition rappelle celle de « *Podocnemis* » *carbajosai* Jiménez, 1971 *a* du Lutétien d'Espagne (dont la Marginale 1 n'a pas les proportions de *Neochelys* et qui a de petites Gulaires), et celle de « *Podocnemis* » *bramlyi* Fourteau, 1920, du Burdigalien de Moghara, Égypte (qui a également de petites Gulaires mais dont la carapace dorsale n'est pas décrite suffisamment pour qu'on évalue l'extension de la Marginale 1). Comme la série type de *N. eocaenica* ne comporte pas ce type de variation sur les deux échantillons qui ont conservé cette partie de la carapace, je préfère maintenir un doute dans la détermination du spécimen.

FIG. 26. — *Neochelys* cf. *eocaenica* ; Languedoc, Eocène supérieur ; UM 2, coll. Christol, 1865 (« *Testudo* »), × 0,21. Plastron, face ventrale.

— *Neochelys* sp., Fig. 27 : comme il n'y a que le moulage interne de la carapace, on ne peut déterminer l'espèce ; mais il y a de fortes présomptions, d'après ce qui apparaît des écailles plastrales au bord dorsal du lobe antérieur, pour qu'il s'agisse de *Neochelys eocaenica*, au sens large tout au moins. La pièce est bombée, sans déformation, c'est-à-dire qu'elle est un peu déprimée par rapport au spécimen précédent.

— Dimensions : 390 mm de longueur conservés, 268 mm de largeur maximum ; longueur du plastron : 236 mm jusqu'au fond de l'encoche anale et 254 mm jusqu'à la pointe postérieure du xiphiplastron.

— Face dorsale : empreinte de la face ventrale de la carapace dorsale : six neurales + probablement deux, mais comme pour tous les moulages le nombre qui apparaît ainsi n'est pas forcément celui que l'on voyait dorsalement ; il en était de même pour *N. eocaenica* d'Olonzac, Fig. 20. On voit, à l'avant, la zone d'impression du bord des écailles Marginales, imprécise ; une encoche nuchale ; processus axillaires (pr.ax) puissants sous la pleurale 1 et processus inguinaux (pr.ing) moins larges sous les pleurales 5-6 ; comme sur le spécimen de *N. eocaenica* de la Fig. 20, forts processsus libres médiaux

Source : MNHN, Paris

des côtes 1 et 2 ($C_2$), et restes des arcs neuraux des vertèbres dorsales (vert.) contigus ; à l'arrière, on voit en outre les faces dorsales des ilions (il) s'insérant sous les dernières pleurales, de part et d'autre des dernières côtes pleurales ($C_9$-$C_{10}$).

— Face ventrale : moulage de la face dorsale du plastron et des ponts : on voit le fort développement des processus axillaires (pr.ax) et inguinaux (pr.ing) médialement par rapport aux mésoplastrons, ce qui n'apparaît pas sur les vues ventrales des plastrons. Comme chez *N. eocaenica*, l'entoplastron est moins long que la distance qui le sépare de la suture hyohypoplastrale et le sillon huméropectoral est antérieur à la suture épihyoplastrale, mais l'Intergulaire est un tout petit peu plus large que la Gulaire (*3), comme sur le spécimen de la figure 24. Les fossettes épiplastrales sont représentées ici par deux bourrelets (dep.ins.musc) et les bourrelets qui les suivent postérieurement sur l'os ont laissé la trace de deux fossettes (pointillé à cheval sur la suture épihyoplastrale). La crête médiane du trident entoplastral est représenté par une dépression (dep.cr.ins.musc). À l'arrière, sous les xiphiplastrons, on reconnaît les faces d'insertions des pubis (pub) et des ischions (isch), lesquels ne sont pas jointifs au niveau du plastron mais un peu au-dessus.

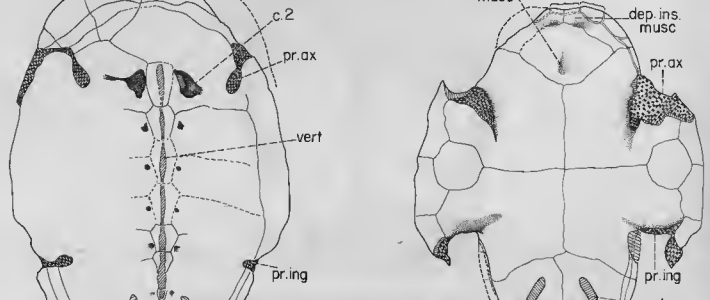



Fig. 27 *a*, *b*. — *Neochelys* sp. ; Languedoc, Eocène supérieur ; UM 2 (« *Clemmys pougeti* » (?) Bergounioux, « Bartonien du Castrais »), × 0,21. Moulage de la carapace ; faces internes de la carapace et du plastron.

*c.2*, *c.9-10*, extrémités libres des côtes 2, 9 et 10 ; *dep. cr. ins. musc*, dépression correspondant à la partie médiane de la crête d'insertion musculaire ; *dep. ins. musc*, bourrelet correspondant à une dépression d'insertion musculaire ; *G*, Gulaire ; *lg*, Intergulaire ; *il*, ilion ; *isch*, ischion ; *pr. ax*, *pr. ing*, processus axillaire et inguinal ; *pr. ax*, *pr. ing*, processus axillaire et inguinal ; *pub*, pubis ; *vert*, reste de vertèbre dorsale.

On a vu que l'étiquette porte la mention « Bartonien du Castrais » : ce spécimen pourrait être un « paratype » de *Polysternum mengaudi* Bergounioux, 1935, de Sicardens près de Castres (point 11, Fig. 54). De cette espèce, on n'a ni le type ni même une photographie, mais seulement un schéma de

Source : MNHN, Paris

l'auteur, très stylisé, qui montre qu'il s'agit probablement d'un *Neochelys* et semble indiquer que l'Intergulaire n'atteint pas les Pectorales, de même que sur l'échantillon de la Fig. 26.

c) *? Neochelys* sp., (« *Clemmys chainei* » Bergounioux, 1935).

Cette pièce (Pl. V fig. 11) correspond par ses dimensions à celle d'Issel dont il a été question plus haut, conservée dans le même musée à Bordeaux et étiquetée par erreur « *Clemmys chainei* ». On a vu que sa provenance de l'Aquitanien de Saint-Côme est douteuse.

Mesures :

| | |
|---|---|
| – longueur de la carapace dorsale | 535 mm (*1); |
| – largeur à la hauteur des mésoplastrons | 405 mm; |
| – hauteur maximum | 136 mm; |
| – longueur médiane du plastron | 425 mm; |
| et jusqu'à la pointe du xiphiplastron | 437 mm. |

Elle ressemble beaucoup aux spécimens du Languedoc (Fig. 25 et 27) et rien n'indique qu'elle soit plus récente qu'elles. Les plaques des parties centrale et postérieure de la carapace dorsale sont conservées ; la bordure périphérique fait défaut presque totalement ; on a le moulage du plastron et de la région des ponts.

– Carapace dorsale : décoration de costulations divergentes, sous les Vertébrales 4 et 5 et les Costales 4, comme chez *Neochelys arenarum* ; six neurales larges et proportionnées comme chez le spécimen du Languedoc de la Fig. 25.

– Le plastron (Pl. V fig. 11) n'a conservé que la partie xiphiplastrale reliée au bassin à gauche, mais le moulage montre clairement l'appartenance du spécimen à un Péloméduside du genre *Neochelys* ou d'un genre très voisin : proportions et contours des lobes par rapport au pont, présence et morphologie des mésoplastrons (meso), proportions de l'entoplastron (ento) par rapport aux encoches axillaires et à la distance qui le sépare de la suture hyohypoplastrale, crêtes entoplastrales (ins.mus) en Y avec branches latérales que l'on peut comparer aux figures 2 et 8 de la planche V. Un petit fragment de pont gauche montre le sillon abdominomarginal traversant longitudinalement le mésoplastron. Les insertions publienne (i.pub) et ischiatique (i.isch) droites apparaissent en partie à droite.

Il est vraisemblable que ce spécimen appartient à *Neochelys* ; l'espèce n'est pas *arenarum* d'après la forme arrondie du lobe antérieur et, si ce caractère à quelque valeur, d'après ses dimensions considérables par rapport aux échantillons de Rians. Mais elle peut aussi bien être *N. eocaenica* que *N. capellinii* ou *N. salmanticensis*, ou même une autre encore inconnue : c'est pourquoi son intégration au complexe *eocaenica* au sens le plus large est raisonnable.

## Troisième espèce de France : *? Neochelys montolivensis* (Roman, 1897).

*Chrysemys montolivensis*, Roman, 1897.

*Localité et horizon stratigraphique :*

Lignites de Montoulieu (Hérault), Languedoc, Fig. 53, point 34. L'auteur estime probable la présence d'*Anthracotherium magnum* dans le gisement, ce qui pourrait le situer dans le Stampien au plus tôt.

*Matériel :*

UL 1, n° 92839, holotype seul : une carapace dont il manque principalement la nuchale, les périphériques 1, les épiplastrons et l'entoplastron. Fig. 66 et Pl. I, fig. 5.

DIAGNOSE :

Difficile à établir, vu l'état incomplet du spécimen. La forme arrondie du lobe postérieur, avec resserrement au niveau du sillon fémoroanal, l'encoche anale étroite et haute et la petitesse des insertions du bassin la distinguent de toutes les autres espèces.

Source : MNHN, Paris

DESCRIPTION :

— Principales mesures en mm :

| | |
|---|---|
| — longueur maximum conservée | 310 (340 au total par estimation) |
| — largeur maximum conservée | 265 |
| — longueur du plastron entre le pont latéral de la suture épihyoplastrale et la pointe xiphiplastrale | 260 (290 au total par estimation) |
| — largeur du lobe antérieur à sa base | 147 |
| — largeur du lobe antérieur à la suture épihyoplastrale | 108 |
| — longueur du lobe postérieur entre l'encoche inguinale et : | |
| la pointe xiphiplastrale | 108 |
| le fond de l'encoche anale | 93 |
| — largeur du lobe postérieur : | |
| au sillon abdominofémoral | 150 |
| à la suture hypoxiphiplastrale | 140 |
| au sillon fémoroabdominal | 105 |

— Décoration : pélomédusidienne très nette. Surface granuleuse par place. Pas de costulations divergentes.

— Carapace dorsale, Fig. 66 a et b. Complètement aplatie *post-mortem* ; sept neurales ; pleurale 1 et neurale 1 pas deux fois plus longues que les suivantes. Insertion des processus axillaires (i.pr.ax) et inguinaux (i.pr.ing) respectivement sous les pleurales 1 et les périphériques 3 (per.3), les pleurales 5 et les périphériques 8 (per.8) ; insertion des ilions (il) sous les pleurales 7 (pl.7) et 8 (pl.8). L'absence de la nuchale est regrettable pour la détermination ; d'après la longueur des Marginales sur la périphérique 2 (per.2), il est possible qu'il y ait eu un important chevauchement de la nuchale par la Marginale 1.

— Plastron, Fig. 66 b et c. Aplati et enfoncé post-mortem, large et arrondi. Pont plus long que le lobe postérieur, lui-même plus long que le lobe antérieur, comme chez *Neochelys* notamment. Lobe antérieur arrondi dans sa partie connue ; lobe postérieur à bords arrondis mais étrécis à partir du sillon fémoroanal, formant une encoche anale relativement longue et étroite, à bords presque droits. Entoplastron court ne s'étendant pas jusqu'à la transversale du fond des encoches axillaires, contrairement à *Neochelys*, sûrement moins long que la distance qui le sépare de la suture hyohypoplastrale, probablement pas supérieur à la distance qui le sépare du sillon pectoroabdominal.

Écailles antérieures non conservées. Sillon huméropectoral antérieur à la suture épihyoplastrale, sauf aux deux bords du lobe antérieur, comme chez *Neochelys* notamment. Sillon pectoroabdominal écarté de la suture hyohypoplastrale et abordant les mésoplastrons par l'avant, pour les traverser obliquement.

Face dorsale du lobe postérieur (Fig. 66 c et Pl. I fig. 5) : les insertions du bassin (i.pub, i.isch) sont remarquablement fines : elles ont la forme de celles de *Neochelys* mais sont plus petites, surtout les insertions pubiennes.

DÉTERMINATION :

Il manque trop d'éléments pour déterminer le genre de cette espèce : est-ce une ultime forme évoluée de *Neochelys* ou le représentant d'un autre genre encore inconnu ? Par les contours du plastron, la position et les dimensions de l'entoplastron et la longueur médiale de la Marginale 2, le spécimen s'écarte de *Neochelys* tel qu'on le connaît actuellement. Il y a une certaine ressemblance avec *Elochelys perfecta* et la pièce fait également penser à l'espèce *miocaenica* Collins & Lynn, d'Amérique (un lobe antérieur plastral), interprétée d'abord comme un *Taphrosphys* puis comme un *Bothremys*, ce que je pense improbable à cause du sillon huméropectoral antérieur à la suture épihyoplastrale. En définitive, seule la découverte de matériel plus abondant permettra de situer ce dernier représentant des Pélomédusidae de France.

Source : MNHN, Paris

## V — CONCLUSION AU GENRE *NEOCHELYS*

*Neochelys* est apparu en Europe au Sparnacien avec de petites espèces à Dormaal, Avenay, Rians. Dès le Cuisien, de grands individus sont trouvés et c'est à l'Eocène moyen-supérieur que les plus grandes dimensions sont atteintes. Après le Bartonien, la présence du genre n'est plus certaine en France, mais elle semble probable au Ludien d'Espagne.

Le nombre d'espèces qui se sont succédé est difficile à établir : les fragments provenant de Dormaal et d'Avenay sont indéterminés et la plus ancienne espèce définissable est *Neochelys arenarum* de Rians. On a vu qu'elle se distingue des suivantes par ses contours particulièrement anguleux, surtout ceux du lobe antérieur du plastron, les proportions relativement grandes de l'entoplastron, l'étroitesse constante de son Intergulaire par rapport aux Culaires et le chevauchement net et constant de l'entoplastron par celles-ci, alors que la jonction Intergulaire-Pectorale est facultative.

À partir de cette espèce, les spécimens d'Europe (peu nombreux par gisement dans un état suffisamment complet) vont développer des variations par rapport à elle, de façon apparemment anarchique, sans que l'on puisse suivre une ligne évolutive. Le complexe *eocaenica* regroupe toutes les formes ayant en commun la forme arrondie du lobe antérieur plastral et l'écart entoplastron — suture hyohypoplastrale nettement supérieur à la longueur dudit entoplastron. On peut, pour le moment, donner une place à part dans le complexe à l'espèce *capellinii*, du Monte-Bolca, originale pour la conjonction de trois caractères chez les trois spécimens de plastrons connus : 1) l'Intergulaire plus large que les Culaires au bord antérieur ; 2) les Culaires ne chevauchant pas l'entoplastron ; 3) l'Intergulaire n'atteignant pas les Pectorales.

Parmi les autres formes, ce qui milite en faveur de l'existence de plusieurs espèces (ou sous-espèces), c'est le fait que suivant les régions, en France tout au moins, tel ou tel caractère se manifeste. Ainsi : 1) sur les trois spécimens du Cuisien de l'Est du Bassin Parisien (Marne, Aisne), l'Intergulaire est moins large que les Culaires au bord antérieur, les Culaires atteignant juste ou mordant à peine sur l'entoplastron ; 2) à Argenton-sur-Creuse (Indre), l'Intergulaire est également étroite par rapport aux Culaires mais celles-ci empiètent longuement sur l'entoplastron ; 3) dans le Languedoc, l'Intergulaire est égale ou supérieure aux Culaires au bord antérieur, les Culaires atteignant juste ou mordant à peine sur l'entoplastron, comme dans le Bassin Parisien ; il semble en être de même en Espagne chez *N. salmanticensis*, mais chez celle-ci l'Intergulaire n'est jamais aussi large au contact avec les Pectorales (quand celui-ci est réalisé) que chez les spécimens du Languedoc et du Bassin Parisien ; d'ailleurs ce contact est facultatif dans toutes les régions, sauf au Monte-Bolca chez *N. capellinii*.

De toute façon il y a si peu de spécimens complets que de nouvelles découvertes pourraient nous amener à moins tenir compte de ces variations des écailles plastrales et, en revanche, peut-être d'autres caractères déterminants apparaîtraient-ils alors.

Source : MNHN, Paris

## CONCLUSIONS SUR LA FAMILLE DES PELOMEDUSIDAE

### I — RÉPARTITION DES PELOMEDUSIDAE

Le tableau 4 regroupe les répartitions géographiques et stratigraphiques des divers Pélomédusidés fossiles (voir p. 108).

### II — RELATIONS ENTRE LES GENRES

Les Pelomedusidae fossiles de France sont encore mal connus. L'absence de crânes et de carapaces complètes rend difficile les comparaisons et la définition des genres. Cette situation se retrouve dans le monde entier. On en est réduit à établir des regroupements peut-être artificiels mais qui permettent de faire quelques remarques :

1) LES PELOMEDUSINAE ET *Platycheloides*.

*Pelusios* n'est pas radicalement séparé de *Pelomedusa* comme le voulait Zangerl (1948). Je suis ici en accord avec Baur 1888 et Williams 1954c.

Les crânes des deux genres sont proches, notamment par l'absence de canal carotidien élargi, la couverture temporale restreinte et les proportions des ouvertures du crâne. Les carapaces ont aussi de nombreux points communs : contour général de la carapace relativement bombée, longueur des pleurales 1 (chez la plupart des espèces en ce qui concerne *Pelusios*), longueur des Marginales 1, pont court par rapport au lobe postérieur, position du sillon huméropectoral postérieur à l'entoplastron et schéma Gulaires-Intergulaire primitif (Intergulaire plus longue que les Gulaires mais n'atteignant pas les Pectorales ; étrécissement fémoroanal du bord du lobe postérieur. Les deux genres ont, par la carapace, plus de points communs avec *Platycheloides*, le plus ancien Pélomédusidé d'Afrique, que tous les autres genres actuels, avec qui on peut le confronter grâce aux nouveaux spécimens trouvés à Gadoufaoua (Niger, Aptien) :

— jonction des pleurales 1 en avant de la première neurale, comme chez certains *Pelusios* ;
— étroitesse du lobe postérieur par rapport au lobe antérieur comme *Pelomedusa* ;
— entoplastron n'atteignant pas le fond des encoches axillaires : *Pelusios* et *Pelomedusa*, mais aussi *Podocnemis* s.l. actuel ;
— sillon huméropectoral postérieur à l'entoplastron : *Pelusios* et *Pelomedusa* ;
— Intergulaire séparant les Gulaires exclusivement épiplastrales et n'atteignant pas les Pectorales : *Pelusios*, *Pelomedusa*, mais aussi *Podocnemis* et *Peltocephalus* ;
— sillon pectoroabdominal coupant transversalement les mésoplastrons : *Pelomedusa*.

*Pelusios* s'étant différencié par l'acquisition d'un lobe antérieur mobile, et la jonction médiane des mésoplastrons, c'est *Pelomedusa* qui paraît le plus proche de *Platycheloides*, c'est-à-dire le plus primitif.

2) *BOTHREMYS* ET *NIGEREMYS* sont tout à fait distincts des autres Pelomedusidae par les caractères crâniens évoqués plus haut : condyle occipital antérieur aux condyles mandibulaires des carrés, basicrâne très court postérieurement, vomer large et long (non réduit), carré clos seulement autour de la columelle mais pas en arrière de la trompe d'Eustache.

Source : MNHN, Paris

Or *Bothremys* peut être rapproché de *Taphrophys*[1] et de *Rosasia* (genres dont le crâne n'est pas encore décrit) par un certain nombre de caractères primitifs de la carapace : lobe antérieur court et large ; sillon pectoroabdominal proche de la suture hyohypoplastrale, coupant transversalement, ou presque, les mésoplastrons, longueur de l'entoplastron, qui n'atteint pas la transversale du fond des encoches axillaires, inférieure ou à peu près égale à la distance qui sépare cette plaque du sillon pectoroabdominal.

On remarque que *Taphrosphys*, *Bothremys* et *Nigeremys* sont des Pelomedusidae à affinités marines, côtières : il se peut qu'ils aient constitué un groupe à part, les Bothremydidae[1], conservant des caractères primitifs parallèlement à d'autres genres, tel *Rosasia*. Au Crétacé supérieur, suivant les genres, tel ou tel caractère s'est maintenu ou a évolué. Ainsi *Rosasia* a, comme chez *Platycheloides* et les Pelomedusinae, un sillon huméropectoral postérieur à l'entoplastron et son pont est un peu plus long que le lobe postérieur. En revanche, *Taphrosphys* et *Bothremys* ont un sillon huméropectoral mordant sur l'entoplastron, si peu que ce soit pour certaines espèces, mais quand même en arrière de la suture épihyoplastrale, alors que leur pont est plus court que le lobe postérieur.

Un autre genre, mal défini faute de matériel, *Apodichelys*, trouvé dans les sédiments marins du Turonien probable d'Amérique du Sud, pourrait peut-être être rapproché des deux genres précédents par son lobe antérieur court et large et par son pont plus court que le lobe postérieur.

De toute façon, tant que les crânes de *Rosasia*, *Taphrophys* et *Apodichelys* ne sont pas connus, on ne peut pas être sûr de l'existence d'un groupe particulier de Pleurodires à affinités marines, les Bothremydidae.

3) Les « PODOCNEMIDINAE » regroupent toutes les formes ancestrales des actuels *Podocnemis* s. s., *Peltocephalus* et *Erymnochelys*. En général leur pont est plus long que le lobe postérieur, le sillon pectoroabdominal est toujours éloigné de la suture hyohypoplastrale et vient traverser obliquement-longitudinalement le mésoplastron, l'entoplastron est au moins égal ou supérieur à la distance qui le sépare du sillon pectoroabdominal.

Chez les espèces actuelles, les encoches axillaires sont plus profondes par rapport à la position de l'entoplastron que chez les fossiles (entoplastron n'atteignant pas la transversale du fond des encoches axillaires), et chez les formes les plus anciennes la Marginale 1 est longue sur la nuchale. Les crânes ont développé l'élargissement du canal carotidien ventral et les ailes ptérygoïdiennes.

Ce sont les deux groupes que reconnaissait Williams 1954 implicitement : a) groupe *Podocnemis* s. s. d'Amérique du Sud ; b) groupe *Erymnochelys*.

a) *Groupe Podocnemis* : la carapace est peu distincte de celle de l'autre groupe : il faudrait s'en assurer sur les espèces actuelles, mais la Marginale 1 paraît être restée relativement longue sur la nuchale ; les autres caractères sont : lobe antérieur en U, lobe postérieur à bords latéraux convergents plutôt rectilignes et encoche anale à bords plutôt rectilignes également ; schéma Gulaires-Intergulaire simple, sans jonction Intergulaire-Pectorales ; sillon huméropectoral jamais complètement antérieur à la suture épihyoplastrale (le plus avancé se trouvant chez *? Roxochelys vilavilensis* du Crétacé supérieur de Bolivie). Ce groupe est en fait encore mal connu et, mis à part le crâne de *Podocnemis bassleri*, n'a encore fourni que peu de fossiles bien définis ; les mieux connus sont du Crétacé supérieur : *P. brasiliensis*, *Roxochelys wanderleyi*, *? R. vilavilensis* et *? R. elegans*, les trois derniers alliés par un épaississement dorsal longitudinal du plastron. Plusieurs espèces d'Amérique sont trop insuffisamment connues pour être placées ici : *P. geologorum*, *P. venezuelensis*, l'espèce *miocaenica*, et un Péloméduside de Porto-Rico (Wood 1972), les deux derniers à affinités marines.

b) *Groupe Erymnochelys*. Il comporte :

1°) la lignée *Erymnochelys* aboutissant à l'espèce actuelle de Madagascar, avec en Afrique les restes provenant d'In Beceten (Niger, Sénonien) et les espèces d'Égypte : *E. fajumensis-blanckenhorni* et *E. aegyptiaca*, et en France l'espèce provenant de Saint-Germain-en-Laye ; dans cette lignée, les Gulaires se joignent en arrière de l'Intergulaire ; on a vu que le crâne de *Dacquemys palaeomorpha* a été placé par Williams dans cette lignée, ce que je confirme, et par conséquent que *Peltocephalus dumeriliana*, par les caractères de son crâne et sa possibilité de présenter le schéma Gulaires-Intergulaire

1. Voir Gaffney, 1975 b, où *Taphrosphys* est placé avec *Bothremys* dans une sous-famille des Bothremydinae.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 4. — Répartition paléographique des Pelomedusidae.

| | Amérique du Sud | Amérique du Nord | Europe | Afrique - Madagascar ✡ | Asie |
|---|---|---|---|---|---|
| Actuel | Podocnemis - Peltocephalus | | | Pelusios - Pelomedusa (et ✡) (et ✡) Erymnochelys madagascariensis ✡ | |
| Pléiatocène | | | | | Schwoeboemys pilgrimi |
| Pliocène | "Podocnemis" venezuelensis | | | Pelusios adansoni<br>Pelusios sinuatus | |
| Miocène | Podocnemis bassleri<br>"Podocnemis" geologorum<br>Indéterminé Porto-Rico | "Bothremys" miocoenica | "Podocnemis" lemoinei | Pelusios rusingae | Erymnochelys aegyptiaca<br>crâne de Moghara indét.<br>"Podocnemis" bramlyi<br>Schwoeboemys gaffneyi |
| Oligocène | ? | | "Podocnemis" delsati<br>? Neochelys monsvicensis | Oligocène inférieur | Dacquemys palaeomorpha<br>Erymnochelys fajumensis = E. blanckenhorni<br>Stereogenys libyca |
| Eocène | Taphrosphys olssoni | | Lutétien: Erymnochelys "crameri"<br>? Taphrosphys sp. (breve)<br>"Podocnemis" carnegi<br>Neochelys salamanensis - eocaenica - collinii<br>Eoc. inf.: Neochelys arenerensis<br>Palaeaspis bowerbanki<br>Neochelys sp. (Oxal) | Eocène supérieur<br>Yprésien "Gafsachelys-Eusarkis-Crassachelys" | Stereogenys cromeri<br>"Schwoeboemys" antiqua<br>"Podocnemis" stromeri<br>"Podocnemis" somaliensis<br>"Stereogenys" podocnemoides<br>Carteremys leithii |
| Paléocène | | | Taphrosphys ambiguus | ? Taphrosphys (Bantuchelys congolensis ex parte) | "Podocnemis" indica |
| Sénonien: Maestrichtien | Podocnemis brasiliensis<br>Podocnemis argentinensis<br>Roxochelys wanderleyi | Bothremys cooki<br>Taphrosphys sulcatus | Rosasia soutoi<br>Indéterminé Laspur | Nigeremys gigantea | |
| Sénonien: Campanien | "Podocnemis" elegans<br>? Roxochelys vilavilensis | | Fuvélien: Elochelys perfecta<br>Polysternon provinciale | | |
| Sénonien inférieur | "Podocnemis" harrisi<br>"Naiadochelys" divers | Bothremys barberi | | Indéterminé In Beceten<br>Indéterminé in Beceten "Erymnochélydien" | |
| Turonien | Apodichelys lucianoi | | | | |
| Cénomanien | | | | | |
| Albien | | | | Indéterminé Sud Maroc<br>Indéterminé Mali | |
| Aptien | | | | Platycheloides cf. nyasae | |

Platycheloides nyasae ?

Source : MNHN, Paris

d'*Erymnochelys*, s'y adjoint aussi : pour moi la divergence de *Peltocephalus* s'est faite anciennement et avant l'apparition de *Dacquemys* ou sans passer par ce dernier, ni par « *Podocnemis* » *bramlyi*, contrairement à l'opinion de Williams.

2°) La lignée de *Neochelys*, séparée de la précédente au Crétacé supérieur, avec peut-être comme jalon ou comme rameau latéral *Elochelys perfecta* ; dans cette lignée l'Intergulaire peut rejoindre les Pectorales. Il faut probablement y placer les espèces d'Égypte telles que « *Stereogenys* » *podocnemoides* et « *Podocnemis* » *bramlyi*.

Dans tout ce groupe, la Marginale 1 est souvent courte sur la nuchale, les bords latéraux du lobe postérieur sont arrondis et le sillon huméropectoral s'avance en avant de la suture épihyoplastrale.

*Palaeaspis bowerbanki* serait de la lignée *Erymnochelys* si le crâne mentionné plus haut, p. 84, lui appartenait.

4) *POLYSTERNON PROVINCIALE* ne peut encore être situé : ses grandes Marginales 1 et son sillon huméropectoral relativement reculé sont des conditions primitives qui le rapprochent de *Podocnemis* s. s.

5) *STEREOGENYS* ET *SCHWOEBOEMYS* : leur position systématique n'est pas encore claire. On a vu que la carapace du premier est quelque peu pélomédusienne alors que son crâne est plutôt d'affinités podocnémidiniennes, et que les deux genres sont liés par le développement particulier d'une sorte de palais secondaire plus ou moins fermé sagittalement.

## III — ORIGINE PALÉOGÉOGRAPHIQUE DES PÉLOMÉDUSIDÉS

Du fait de la répartition actuelle des Pleurodires en Amérique du Sud, Afrique-Madagascar et Australie, les auteurs, dont tout récemment Mittermeier (1972), ont pu se demander si l'on pouvait en tirer un argument en faveur de la dérive des continents. La conclusion de Mittermeier est négative et effectivement on manque de données pour répondre à cette question, particulièrement dans le domaine des découvertes de fossiles : étant donné la pauvreté des restes fossiles de Pélomédusidés et les possibilités de convergence ou de parallélisme rendant difficile l'établissement de relations phylétiques entre les formes, les problèmes de l'origine géographique et de la dispersion du groupe ne sont pas résolus. Sa répartition est vaste mais les périodes d'apparition dans les régions ne sont pas très précises ; au plus tard, l'Afrique au Crétacé inférieur (Aptien), l'Amérique du Nord et du Sud au Crétacé supérieur (Sénonien et Turonien), l'Europe au Crétacé supérieur (Campanien) et l'Inde au Paléocène (?). Pour passer d'un continent (actuel) à l'autre, les Tortues ont été aidées par leurs mœurs aquatiques incluant la possibilité d'adaptation à l'eau saumâtre ou salée, leur résistance en tant que Reptiles leur permettant de subir des jeûnes prolongés : franchir des bras d'eaux plus ou moins importants leur était donc possible, soit par transport passif, soit à la nage, pourvu que les courants ne s'y opposent pas.

On ne sait pas encore de quelle forme pleurodire les Pelomedusidae et les Chelidae sont issus, ni dans quelle partie du monde ils ont pris naissance. Rappelons que c'est en Allemagne que les deux premiers Pleurodires apparaissent : *Proterochersis* au Trias supérieur, *Platychelys* au Jurassique supérieur. Mais l'on constate que c'est principalement dans la partie gondwanienne de l'ancienne Pangée qu'ils se sont diversifiés : en Asie septentrionale et orientale ils ne sont pas encore attestés et en Amérique du Nord on ne les connaît que par les formes à affinités marines, pour lesquelles les problèmes de dispersion n'ont pas dû être les mêmes que pour les formes plus strictement continentales (dulçaquicoles) : les genres à affinités marines que l'on serait tenté de réunir en une famille de Bothremydidae, comme *Taphrophys*, *Nigeremys* et *Bothremys*, sont connus depuis le Crétacé supérieur, le premier aussi bien en Amérique du Nord qu'en Europe — Afrique : la séparation des continents ne l'a apparemment pas gêné dans ses déplacements et il peut être plus ancien que la dite séparation. En revanche, les formes dulçaquicoles, comportant les Chelidae et, parmi les Pelomedusidae, les Pelomedusinae, les Podocnemidinae et le groupe *Stereogenys-Schwoeboemys*, paraissent avoir été plus restreintes dans leurs répartition. Il semble que leur centre de dispersion se soit situé dans la région gondwanienne comportant les moitiés nord de l'Amérique du Sud et de l'Afrique. Malheureusement, tant

Source : MNHN, Paris

que l'on n'aura pas trouvé de sédiments continentaux à Pleurodires antérieurs au Crétacé supérieur ailleurs qu'en Afrique et notamment en Amérique, on ne pourra justifier cette hypothèse. Si le premier Pélomédusidé continental, *Platycheloides*, date de l'Aptien du Niger, il est cependant probable qu'à cette époque ou avant le Sénonien, l'Amérique du Sud comportait également des Pleurodires terrestres : on a vu que la diversification des différents groupes paraît déjà réalisée au Sénonien, quand les deux continents étaient séparés, et plus particulièrement en ce qui concerne les branches *Podocnemis* s. s. et *Erymnochelys*. S'il y a eu peut-être des relations ultérieures entre l'Afrique et l'Amérique du Sud, à cause des affinités entre *Peltocephalus* et *Erymnochelys* (ce qui n'est pas certain puisque les deux genres peuvent avoir été séparés depuis le Crétacé supérieur et que, d'autre part, les Pelomedusinae n'ont jamais pénétré en Amérique), il ne semble plus y avoir eu de relations en sens inverse : pas de Chelidae ni de *Podocnemis* s. s. en Afrique. D'autre part, l'absence de Pleurodires dulçaquicoles en Amérique du Nord paraît indiquer que la barrière entre les deux Amériques n'a pas été franchie quand ils se sont individualisés, et que leur pénétration en Europe s'est faite ultérieurement et trop tardivement pour qu'ils puissent pénétrer en Amérique du Nord par l'Europe. Mais ce n'est qu'une hypothèse.

Pour moi, il me semble que la séparation Chelidae — Pelomedusidae doit être antérieure à l'Aptien : *Platycheloides*, comme tous les Pélomédusidés qui lui ont succédé, est déjà dépourvu de l'écaille Cervicale conservée par les Chelidae. Il serait intéressant de voir si *Platychelys*, qui a de nombreux traits primitifs communs avec les Chelidae et les Pelomedusidae, n'aurait pas des caractères dérivés communs avec les seuls Chelidae (par ex. les carènes dorsales de la carapace présente actuellement chez *Chelus*) ce qui repousserait la séparation des deux familles au Jurassique. On peut donc imaginer que, vers le Jurassique supérieur, l'Afrique et l'Amérique du Sud encore jointives ont vu arriver la forme ancestrale de ces deux groupes ; que celle-ci se diversifiait :

— dans le sud de l'Amérique du Sud en un premier Chélidé, lequel gagnait l'Australie ensuite ;

— dans le Nord en un premier Pélomédusidé marin « Bothremydidé » et en un premier Pélomédusidé continental. Ce ne serait que par la suite que les Chelidae auraient gagné le Nord de l'Amérique du Sud pour coexister avec les Pelomedusidae, quand l'Afrique se serait trop écartée de l'Amérique pour que les premiers puissent y pénétrer. J'imagine alors que tandis que la lignée *Podocnemis* s. s. et les Chelidae se développaient en Amérique du Sud, l'Afrique voyait se différencier plusieurs groupes : la lignée *Erymnochelys* qui pénétrait à Madagascar on ne sait quand et en Europe occidentale vers le Paléocène, la lignée *Neochelys*, issue du même ancêtre, les Pelomedusinae, *Stereogenys* et *Schwoeboemys*. L'apparition des Pelomedusinae ne peut être datée : on a vu que leur anatomie révèle une parenté avec *Platycheloides* mais le premier *Pelusios* date du Miocène inférieur et *Pelomedusa*, moins spécialisé, n'est pas connu fossile (voir Wood 1973). Les relations dans le sens Afrique-Madagascar n'ont jamais été un problème pour les Tortues puisque aussi bien *Pelusios* et *Pelomedusa* qu'*Erymnochelys* y ont pénétré et coexistent actuellement. Toutefois, tandis que *Pelusios* s'étendait à toute l'Afrique et s'y maintenait, *Erymnochelys* en a disparu à la base du Pliocène[1], probablement parce qu'il était moins ou non implanté dans les régions où le climat est resté favorable aux Pelomedusidae. La pénétration des Pelomedusidae (*Schweoboemys* au Miocène principalement) en Inde a pu se faire dès le Paléocène ou auparavant, et probablement aussi à partir de l'Afrique quand les deux continents étaient liés.

En ce qui concerne *Neochelys*, on ne sait s'il s'est individualisé en Europe au Crétacé supérieur-Paléocène, à partir d'une forme « érymnochélydienne » d'origine africaine, pour n'atteindre qu'ensuite l'Afrique (Fayum), ou bien s'il est apparu en Afrique au Crétacé supérieur pour pénétrer en Europe occidentale par la suite : le réexamen des formes du Fayum nous dira peut-être si sa présence en Afrique est réelle ou si ce genre est exclusivement européen.

D'autre part, le problème de répartition de la branche d'*Erymnochelys* est peut-être ici mal interprété si ce genre a eu dans le passé un mode de vie moins strictement continental que *Neochelys* et que l'espèce *madagascariensis* actuelle ; cela pourrait expliquer la pénétration de *Peltocephalus* en Amérique du Sud alors que la lignée *Podocnemis* était déjà implantée et que ce continent était déjà séparé de l'Afrique.

1. D'après une observation personnelle toute récente, le genre existait à Lothagam et Kanapoi, gisements situés à l'Ouest du lac Rodolphe (Kenya) et datés de la fin du Miocène ou de la base du Pliocène (Hooijer et Maglio, 1973).

Source : MNHN, Paris

SECTION II

## Sous-Ordre CRYPTODIRA Cope, 1868[1].

Les familles de Cryptodires représentées en France seront étudiées successivement, suivant le plan de la systématique :

- Superfamille TRIONYCHOIDEA Cray, 1870[1].
  - CHAPITRE 1 : Famille TRIONYCHIDAE Bell, 1828.
  - CHAPITRE 2 : Famille CARETTOCHELYIDAE Boulenger, 1887.
- Superfamille TESTUDINOIDEA Baur, 1893[2].
  - CHAPITRE 1 : Famille EMYDIDAE Cray, 1825.
  - CHAPITRE 2 : Famille TESTUDINIDAE Cray, 1825.
  - CHAPITRE 3 : Famille CHELYDRIDAE Swainson, 1839[2].

## Superfamille TRIONYCHOIDEA Gray, 1870.

- CHAPITRE I : Famille TRIONYCHIDAE.
- CHAPITRE II : Famille CARETTOCHELYIDAE.

### INTRODUCTION

La classification adoptée ici est celle de Hummel 1932, qui, sous le nom de superfamille des Trionychia Zittel, 1889, réunissait les deux familles des Trionychidae Bell, 1828 et Carettochelyidae Boulenger, 1887. Cette réunion, proposée à maintes reprises, s'appuie sur les concordances entre les deux groupes, que Walther 1922 et Harrassowitz 1922 ont particulièrement mises en évidence. Depuis, quelques ressemblances précises ont été ajoutées notamment par Zug 1966, 1971, Albrecht 1967 et Parsons 1968 : si elles n'amènent pas toujours ces auteurs à reconnaître une superfamille unique (cas de Parsons), elles les conduisent à leur supposer un ancêtre commun en propre. Sans reprendre toutes les observations des auteurs, on peut citer quelques-unes des particularités communes, concernant les diverses parties du squelette :

1. Gaffney (1975 a) propose une nouvelle classification des Testudines avec deux sous-ordres : Proganochelydia et Casichelydia (nov); le second comporte deux infra-ordres : Pleurodira et Cryptodira (nouveaux rangs). Dans les Cryptodires, d'une part la superfamille de Paracryptodires : les Baenoides, d'autre part trois superfamilles d'Eucryptodires : Trionychoides (Dermatemydidae et Kinosternidae inclus), Chelonoidea et Testudinoidea.
2. Voir Gaffney, 1975 c, nouvelle classification des Chelydridae incluant le genre *Platysternon*.

Source : MNHN, Paris

— La plus évidente est la décoration de la *carapace* (cf. p. 120 et 232), qui rend parfois très délicate la détermination de certains fossiles ; remarquons pour la carapace : la jonction des pleurales en arrière de la dernière neurale et en avant de l'unique suprapygale[1], la présence d'une préneurale, la forme allongée des neurales hexagonales, à petits côtés latéraux antérieurs primitivement, l'absence ou l'extrême réduction des écailles, la ressemblance des plastrons. Pour le squelette postérieur, citons les vertèbres cervicales à centrums tous opisthocoeles sauf le huitième ; le bassin avec ses épipubis modérés cartilagineux, sa fenêtre thyroïdienne bien développée avec un ligament ventral médian et ses épines ischiatiques.

— L'allure générale des crânes est comparable du fait de la présence des trois pointes postérieures (épine supraoccipitale et processus squamosaux) ; il y a concordance dans la perte du contact pariétal-squamosal, la fusion des petits prémaxillaires, la largeur des ptérygoïdes en contact avec les palatins et séparés ou non l'un de l'autre par le basisphénoïde, la séparation du jugal et du pariétal par le postorbitaire, la fermeture du carré autour du stapes, la réduction du vomer ne séparant pas les palatins, la grandeur du foramen nasopalatin, la présence d'une fenêtre palatine petite à modérée, l'absence ou la faible dimension de l'*antrum squamosum*.

— À la mandibule, l'articulation avec le crâne se fait par le surangulaire et l'articulaire ; le processus coronoïde est élevé.

Il y a naturellement beaucoup de différences entre les deux groupes et c'est la conjonction d'un nombre suffisamment important de caractères, dont certains bien particuliers aux deux familles, qui fait que les Carettochelyidae et les Trionychidae sont plus proches entre eux que des autres familles et notamment des Kinosternidae et Dermatemydidae. Dans les parties molles, les zoologues ont remarqué aussi des particularités et ressemblances concernant : la structure du pénis (Zug 1966) ; la présence d'une trompe nasale charnue et de touffes dans les muqueuses œsophagiennes, structures qui ont leur utilité dans la station sous l'eau ; la structure des choanes (Parsons 1968) ; la musculature du membre antérieur (Walther 1922).

On pourrait probablement accumuler d'autres points de ressemblance en comparant *Carettochelys*, unique genre actuel de Carettochelyidae, à des Trionychidae autres que *Trionyx*. D'autre part, il conviendrait de reprendre l'étude du Carettochelyidé de Messel (Lutétien), que j'attribue à *Allaeochelys* et non à *Anosteira* : le travail de Harrassowitz 1922 a en effet montré que ce genre ancien a plus de ressemblances avec *Trionyx* que l'actuel *Carettochelys*, ce qui traduit le rapprochement des deux familles à l'origine.

La famille des Carettochelyidae est pauvre en espèces par rapport à celle des Trionychidae. À mon avis, on a exagéré l'importance des divisions à l'intérieur de chacune d'elles, à tous les niveaux.

Pour Zug 1971, la lignée des Trionychidae et Carettochelyidae est, parmi les Cryptodires, particulièrement alliée à la lignée des Dermatemydidae et Kinosternidae d'après la présence de caractères communs dans la ceinture et les membres postérieurs ; la forme en T des ilions fortement inclinés postérieurement, la présence d'un muscle particulier, le *caudifibularis*, l'architecture semblable du complexe *flexor tibialis*, et l'insertion du *gastrocnemius* non seulement sur le tibia mais aussi sur le fémur chez plusieurs genres des deux lignées, contrairement aux autres Cryptodires (Testudinoidea) que Zug a examinés[2].

## I — APPARITION DES TRIONYCHOIDEA

Les Trionychidae apparaissent avec certitude au Crétacé inférieur de Mongolie (Gilmore 1931). On les trouve de façon continue jusqu'à l'époque actuelle en Asie, du Crétacé supérieur à l'époque actuelle en Amérique du Nord, du Paléocène au Pliocène en Europe et du Miocène inférieur à nos jours en Afrique. On ne sait pas à quelle époque ils sont arrivés en Inde, mais ils y sont bien répartis du Miocène supérieur[3] à notre époque. Les Carettochelyidae sont également apparus en Laurasie mais

1. Encore présente chez les Carettochelyidae seulement.
2. Gaffney, 1975 a, réunit de ce fait les deux lignées en une seule superfamille des Trionychoidea.
3. De récentes fouilles au Pakistan (Siwalik inférieur et moyen) attestent leur présence au sommet de la formation Chinji (12-13 MA).

Source : MNHN, Paris

on ne les connaît qu'à partir de l'Eocène inférieur : Asie, Amérique du Nord, Europe. Ils ont disparu à la fin de l'Eocène et ne sont connus ensuite que par *Carettochelys* au Miocène supérieur de Nouvelle-Guinée (d'après Claessner 1941, voir Kuhn, 1964) où ce genre subsiste actuellement ; il a été signalé assez récemment sur la côte Nord d'Australie (A. Bellairs, 1971).

Il est important de noter que les Trionychidae ne sont connus ni en Amérique du Sud, pas plus que les Carettochelyidae, ni en Australie ; mais il est probable que, de même que *Carettochelys*, ils pénètrent un jour en Australie, en provenance de la Nouvelle-Guinée où un Trionychidé asiatique (*Pelochelys*) a été récemment signalé.

La pénétration des Trionychidae en Afrique ne s'est faite qu'à la fin du Tertiaire et les Carettochelyidae n'y sont jamais parvenus, semble-t-il. Toutefois, nous verrons dans le paragraphe suivant qu'il est possible qu'une forme de Trionychoïdé primitif ait vécu en Afrique au Crétacé inférieur.

Dès à présent on peut remarquer que la famille des Carettochelyidae pose deux problèmes qui ne pourront être résolus que par de nouvelles découvertes de fossiles :

1) le problème du hiatus entre les genres fossiles et le genre actuel ;

2) celui de son origine : par la carapace (présence et constitution de la bordure périphérique, architecture du plastron), les Carettochelyidae sont plus primitifs que les Trionychidae, lesquels sont connus antérieurement.

## II — FORMES ANCESTRALES ET PRIMITIVES

On ne connaît pas de forme ancestrale satisfaisante.

1) On a avancé, entre autres, le nom de *PELTOCHELYS* Dollo, forme « dermatemydidienne » du Wealdien de Bernissart (cf. Hummel 1929) ; on considérait en effet que les Trionychoidea étaient issus des Dermatemydidae ; actuellement on estime que les Trionychoidea et les Testudinoidés Kinosternidae et Dermatemydidae ont un ancêtre commun en propre (voir Caffney 1975 a).

En fait, *Peltochelys* (une carapace) est trop tardif pour être à l'origine des Trionychoidea et, mise à part sa décoration ressemblant vaguement à celle d'*Anosteira*, il ne paraît pas en relation avec ce groupe.

2) Bergounioux, 1937, a cru voir le premier *Trionyx* en France dans « *TRIONYX PRIMOEVUS* », DU KIMMÉRIDGIEN DU CAP DE LA HÈVE : il ne m'a pas été possible de réexaminer ce fossile appartenant à l'époque de sa description au Musée du Havre. Il s'agit d'un plastron comportant de larges fontanelles ; il provient du même gisement que le spécimen décrit par Bergounioux sous le nom de *Plesiochelys normandicus* : à mon avis ces deux fossiles appartiennent à une famille de Cryptodires marins de la superfamille des Chelonioidea, mais certainement pas aux Trionychidae. O. Kuhn, 1964, conseille de comparer « *Trionyx* » *primoevus* à *Sinaspideretes wimani*, « qui est tout à fait du même âge » (*fide* Kuhn), ce qui n'est pas prouvé ; cette espèce paraît sans rapport avec les fossiles du Havre.

3) *SINASPIDERETES WIMANI* YOUNG ET CHOW, 1953, provient du Jurassique supérieur ou Wealdien de Szechuan (Chine). C'est une petite carapace, avec des restes du plastron, qui pourrait effectivement être un Trionychoïdé primitif. Sa forme générale et en particulier celle de la nuchale, l'ornementation et la présence d'écailles cornées font penser à *Anosteira* ; je ne suis pas sûre de l'absence de plaques périphériques du vivant de l'animal, absence qui a fait placer *Sinaspideretes* à l'origine des Trionychidae. Ce qui est dit du plastron dans la description n'est pas explicite (fragments de l'hyoplastron et de l'hypoplastron droits, lisses, inhabituellement épais et larges). Cette pièce est donc potentiellement très importante et mérite une révision ; il se pourrait qu'elle représente une forme intermédiaire entre Trionychidae et Carettochelyidae, ou même un Carettochelyidé primitif.

4) TRIONYCHOIDEA INDÉTERMINÉS DU CRÉTACÉ INFÉRIEUR D'AFRIQUE : j'ai figuré ici quelques fragments qui pourraient être l'indice de formes trionychoïdiennes primitives présentes dans deux gisements :

a — *Timimoun* (Algérie), Foggara Amerhaïer, d'âge Aptien (présence de *Sarcosuchus imperator* de Broin et Taquet) récolte A. F. de Lapparent 1946, collection MNHN : trois petits fragments de plaques

Source : MNHN, Paris

pleurales dont une juvénile, une plaque périphérique, un fragment de plastron présumé. L'ornementation (pl. VII fig. 7 et 8) est faite de cupules et tout à fait comparable à celle de *Trionyx*. La périphérique, fig. 7, est allongée et apprtient à l'extrémité antérieure ou postérieure du pont (liaison ferme carapace-plastron) : sa morphologie en vue dorsale (face ventrale érodée) est celle d'une plaque d'*Anosteira* avec probablement des vestiges d'écailles d'après la présence de sillons, mais avec l'ornementation de *Trionyx*.

b — *Gara Samani* (Algérie), d'âge Albien, récolte Taquet, coll. MNHN; deux fragments de pleurales et un périphérique, pl. VII fig. 9, 10 et 11, à ornementation faite de cupules comme chez *Trionyx*. La périphérique, la première gauche probablement, portait sans doute comme à Timimoun une écaillure très fine, d'après la trace des sillons.

Il est très important d'acquérir une certitude sur l'appartenance de ces restes de Tortues aux Trionychoidea.

Rappelons que le berceau de ce groupe est considéré comme asiatique, qu'aucun représentant n'en n'est connu en Amérique du Sud et en Australie et que c'est à partir du Miocène inférieur que les seuls Trionychidae sont connus en Afrique. On pourrait donc estimer que les Trionychoidea sont primitivement laurasiatiques.

Or, par leur décoration, ces restes paraissent plus proches des Trionychidae que des Carettochelyidae. S'il s'agit bien de Trionychoïdés, déjà engagés dans la voie des Trionychidae, cela implique d'une part que la décoration caractéristique de cette famille a précédé la perte des écailles et de la bordure périphérique de la carapace, et d'autre part que la séparation Trionychidae-Carettochelyidae est bien antérieure à l'Aptien. Plusieurs questions sont encore posées, entre autres ; le berceau des Trionychidae est-il l'Asie ? Ces restes de Trionychidae primitifs proviennent-ils d'un rameau latéral du groupe, exclusivement africain, resté sans descendance ?

Dans les gisements où ils apparaissent, ces restes sont très pauvres en regard de l'abondance de spécimens de Dinosaures, de Crocodiles, etc... Attendons d'avoir plus de matériel pour nous faire une opinion sur leur position systématique et pour en tirer des conclusions.

## CHAPITRE 1

## Famille TRIONYCHIDAE Bell, 1828.

Plan d'étude :

Caractères de la famille (p. 117).
Divisions de la famille (p. 118).
Décoration de la carapace des Trionychidae (p. 120).
Subdivisions du genre *Trionyx* (p. 122), d'après :
Les données de l'anatomie comparée des espèces actuelles (p. 123).
Les données de la paléontologie (p. 137).
Trionychidae fossiles de France (p. 146) :
*Palaeotrionyx vittatus* (p. 147).
*Trionyx* s. s. (p. 154).

### CARACTÈRES DE LA FAMILLE

Ils ont été donnés par Loveridge et Williams (1957, p. 412) et je ne reprendrai ici que les *principales caractéristiques de la carapace*, seul élément que l'on trouve généralement dans les gisements :

Source : MNHN, Paris

— Surface de la carapace toujours ornée (voir p. 120) de bourrelets ou granulations séparés par des cupules ou sillons.

— Absence de périphériques[1] de pygale et de suprapygale et de ce fait bord externe des pleurales libre, d'où sortent les extrémités latérales des côtes jusqu'à un stade de croissance avancé.

— Largeur de la nuchale portant, de chaque côté, au moins un élément en forme de côte, latéral et antérieur, lequel vient généralement se superposer à la côte libre de la pleurale 1 chez les Trionychinae ; il n'atteint pas ladite côte et il reste sous la pleurale 1 chez les Lissemydinae.

— Sept à huit paires de pleurales dont la ou les dernière(s) sont jointives (ou presque : *Trionyx subplanus*) en arrière de la dernière neurale.

— Neurales en nombre variable individuellement, disposées généralement en deux séries de part et d'autre d'une neurale quadrangulaire : en avant d'elle une série de neurales hexagonales à petits côtés latéraux postérieurs ; en arrière, une série de neurales hexagonales (sauf la dernière, pentagonale) à petits côtés latéraux antérieurs ; la position de la neurale intermédiaire quadrangulaire varie. Il arrive que la série antérieure s'étende à toute la série neurale (un spécimen de *Cycloderma*).

— Plastron libre par rapport à la carapace dorsale du fait de l'absence de périphériques mais relié à elle par l'intermédiaire de la peau.

— Éléments du plastron (voir Fig. 69) : une paire d' « épiplastrons » (préplastrons en fait, cf. Williams et McDowell 1952) ; un « entoplastron » (fusion des deux épiplastrons en un épiplastron) ; une paire d'hyoplastrons et une paire d'hypoplastrons ; une paire de xiphiplastrons.

Ces éléments sont, chez le jeune (cf. Siebenrock 1902 b, Fig. 1) des baguettes aplaties d'os dermique non orné, lesquelles sont indépendantes les unes des autres ; les deux préplastrons et l'épiplastron ont la forme de boomerangs qui s'opposent en se juxtaposant. Chaque hyoplastron (en partie juxtaposé à l'épiplastron) est composé, comme chaque hypoplastron, d'une partie médiale et du processus latéral, formant ensemble un angle obtus ; les parties médiales ont des apophyses multifides, les processus latéraux sont bifides (Trionychinae) ou multifides aux hypoplastrons (certains Lissemydinae). Les xiphiplastrons ont un corps central à partir duquel s'élancent : 1) antérieurement, des apophyses bifides qui s'imbriquent avec les apophyses hypoplastrales médiopostérieures ; 2) médialement, des apophyses multifides qui s'imbriquent d'un xiphiplastron à l'autre. Chez l'adulte, de l'os dermique supplémentaire, constituant les callosités, vient noyer les baguettes primitives ; la surface ventrale est généralement ornée ; le développement des callosités est en général d'autant plus important que l'animal grandit, mais il varie avec les genres, les espèces et les individus ; citons *Cycloderma aubryi* adulte (Lissemydinae) et « *Plastomenus* » (Trionychinae) dont les callosités sont très développées jusque sur la lignée médiane du plastron, faisant disparaître les fontanelles médianes.

Le crâne, très important pour la systématique, est rarement conservé à l'état fossile. Rappelons qu'à l'arrière les squamosaux forment avec le concours des opisthotiques, deux longs processus latéraux et que la crête supraoccipitale forme un encore plus long processus médiopostérieur ; l'échancrure postérieure dorsale est très forte et la couverture temporale réduite ; présence d'un foramen intermaxillaire ventral séparé des choanes par la jonction du vomer et des maxillaires ; ptérygoïdes larges.

## DIVISIONS DE LA FAMILLE

Les Trionychidae actuels sont généralement séparés en deux sous-familles, les Trionychinae et Lissemydinae (synonymes de la seconde : Cyclanorbinae, ex : Hummel 1932 ; Emydinae, ex : Lydekker 1889) correspondant aux Gymnopodes et Gryptopodes de Duméril et Bibron. Cette subdivision n'est pas admise par Romer (1956, 1966). Loveridge et Williams (1957, p. 414) ont donné la liste des caractères de subdivision de la famille en ce qui constitue pour eux deux sections ou groupes très nets, correspondant à ces deux sous-familles.

Les Trionychinae actuels comprennent *Trionyx* s.l. (*Dogania* Gray, 1844 inclus), *Pelochelys* et *Chitra* ; les Lissemydinae incluent *Lissemys* (*Emyda*), *Cyclanorbis* et *Cycloderma*.

Les Trionychinae sont connus à l'état fossile par *Trionyx* s.l. et par quelques autres genres de valeur discutable qui seront étudiés (voir p. 137) à la suite de la révision de *Trionyx* s.l. d'après les

1. La présence de périphériques postérieures est d'origine secondaire chez *Lissemys* : elles sont non liées aux pleurales, en nombre variable d'un côté à l'autre, à morphologie aberrante par rapport à des périphériques d'origine primaire.

Source : MNHN, Paris

espèces actuelles. De nouvelles subdivisions, reprenant en partie celles qui existaient précédemment, seront alors proposées.

Les Lissemydinae ne sont connus, pour le moment, qu'à partir du Miocène supérieur en Inde avec *Lissemys* et du Miocène inférieur en Afrique avec *Cycloderma*.

LES CARACTÈRES DE SUBDIVISION DE LA FAMILLE DES TRIONYCHIDAE sont (d'après Loveridge et Williams modifié) :

| | Trionychinae | Lissemydinae |
|---|---|---|
| 1) Valves fémorales cutanées sous lesquelles les pattes postérieures peuvent se cacher | absentes (gymnopodes) | présentes (cryptopodes) |
| 2) Ornementation | bourrelets anastomosés (isolant des cupules) | plus ou moins tuberculée |
| 3) Nuchale | sans apophyse ventrale postérieure (mais processus costiforme s'étendant latéralement jusque sur la côte 2 de la pleurale 1) | avec apophyse ventrale à partir du processus costiforme s'étendant postérieurement jusque sous la pleurale 1 |
| 4) Hyoplastrons et hypoplastrons | distincts | fusionnés |
| 5) Liaison hypoplastron-xiphiplastron par des apophyses dont la plus latérale | est celle du xiphiplastron | est celle de l'hypoplastron |
| 6) Processus ptérygoïde ascendant s'unissant à l'opisthotique (d'où restriction de la fenêtre postotique) | typiquement absent (sauf occasionnellement) | présent |

En fait certaines espèces de Trionychidae sont intermédiaires, pour un caractère donné, entre les deux définitions, ou présentent individuellement un caractère de l'autre groupe.

Ainsi l'ornementation (2) est principalement composée de cupules et de bourrelets chez *Trionyx*, ce qui n'exclut pas la présence de tubercules ; elle est typiquement tuberculée chez les Lissemydinae mais il peut y avoir des cupules du fait de l'anastomose de bourrelets chez certains individus (*Cycloderma aubryi*) par places tout au moins, ce qui ne facilite pas la tâche du paléontologue. D'autre part il arrive que la fenêtre postotique (6) soit restreinte chez certains Lissemydinae (ex : *Cycloderma aubryi* MNHN, A 14980) non par un processus ascendant du ptérygoïde mais par un processus descendant de l'opisthotique, comme cela arrive fréquemment chez certains Trionychinae (*Trionyx subplanus*, *T. sinensis*, *T. ferox*).

Je pense que l'on pourrait ajouter des caractères de distinction entre les deux groupes à la liste donnée ci-dessus ; j'ai observé quelques différences constantes entre certains genres actuels, lesquelles, si elles ne sont pas des caractères de sous-famille, pourraient alors être des caractères de groupes de genres montrant à partir de quelle lignée ou de quel groupe d'espèces de Trionychidae sont issus les Lissemydinae ; ces différences pourraient être plus utiles au paléontologue que les caractères concernant le crâne ou les parties molles ; les espèces actuelles que j'ai examinées sont : *Trionyx triunguis*, *T. gangeticus*, *T. cartilagineus*, *T. ferox*, *Chitra indica*, *Lissemys granosa* et *Cycloderma aubryi* ; les caractères devront être vérifiés sur de nombreux spécimens.

Source : MNHN, Paris

1) Le coracoïde de *Trionyx* et de *Chitra* est fortement élargi en arrière (Pl. VI fig. 5) ; sa longueur est supérieure à celle de la scapula plus la longueur de la portion de coracoïde participant à la cavité glénoïde (comparer 5a et 5b). Le coracoïde de *Lissemys* et *Cycloderma* est peu élargi et moins aplati (Pl. VI fig. 6) ; il est plus court que la longueur de la scapula plus la longueur de la portion de coracoïde participant à la cavité glénoïde (comparer 6a et 6b).

2) Le bassin :

— La fenêtre thyroïdienne ou puboischiatique, est grossièrement quadrangulaire chez *Trionyx* et *Chitra* (Pl. VI fig. 2, fe.pub.isch) ; elle est réniforme, étendue transversalement et nettement plus courte que large chez *Lissemys* et *Cycloderma* (Pl. VI fig. 1). Toutefois Heude (1880) parle de fenêtre « ischiopubienne » (sic) plus large que haute chez Yuen (*Trionyx swinhoei*), ce qui doit être vérifié, car cela pourrait indiquer que *T. swinhoei* est apparenté aux Lissemydinae.

— L'épine ischiatique (metischial process de Zug, *spina ischiadica* de Walther) est bien développée chez *Trionyx* et *Chitra* (Pl. VI fig. 2, sp.isch) et non chez les deux autres (Pl. VI fig. 1).

3) L'humérus : chez *Trionyx* et *Chitra* la tête est arrondie mais moins allongée dans le sens de la diaphyse ; chez *Lissemys* et *Cycloderma* elle est moins arrondie, allongée vers l'arrière de l'animal, obliquement et transversalement par rapport à la diaphyse, et plus dégagée par rapport au grand tubercule.

4) Le fémur : chez *Trionyx* et *Chitra*, la tête est grossièrement triangulaire, allongée obliquement vers l'arrière ; chez *Lissemys* et *Cycloderma* elle est quadrangulaire et moins oblique, allongée dans le sens de la diaphyse et plus dégagée par rapport au grand tubercule, qui est plus étroit.

Pour conclure sur la séparation des deux sous-familles, je dirai qu'elle est pratique ; certains genres de Trionychidae sont plus proches des Lissemydinae que d'autres ; ainsi chez *Chitra* (et *Pelochelys* par certains points) : position avancée et structure membraneuse des choanes (Parsons 1968), position des orbites, aplatissement du palais et des maxillaires, longueur de la partie distale des ilions (dépassant la partie proximale en vue dorsale et latérale, voir Pl. VI fig. 1 et 4, par opposition à *Trionyx triunguis* Pl. VI fig. 2 et 3), sont des points qui rapprochent *Chitra* des Lissemydinae.

Je pense qu'il y a encore de nombreuses recherches à faire sur la famille avant de la subdiviser définitivement au niveau des sous-familles.

Avant d'aborder l'étude du genre *Trionyx* s.l., je ferai quelques remarques sur la décoration des Trionychidae.

## DÉCORATION DE LA CARAPACE DES TRIONYCHIDAE

À la fois très variable et d'apparence très homogène à l'intérieur des deux sous-familles. Elle est liée à l'architecture et à la croissance de la carapace.

1 — CARAPACE DORSALE : De même que chez les Carettochelyidae, la décoration s'ordonne autour de l'axe longitudinal, tout au long, médianement, de la série neurale. Des bourrelets et des sillons sont disposés en alternance autour de cet axe, en ovales, particulièrement nets vers la périphérie ; les bourrelets principaux, méandriques, sont plus ou moins fragmentés ou ramifiés perpendiculairement à leur direction d'allongement, les sillons intercalaires étant de ce fait eux-mêmes plus ou moins confluents ou fractionnés ; dans ce dernier cas ils font généralement place à des cupules dont la forme varie de triangulaire à hexagonale. Quand les bourrelets sont fragmentés, ce peut être en segments allongés ou en grains.

Les Lissemydinae sont caractérisés par l'arrondi des crêtes et des bourrelets, la prédominance de leur fragmentation en grains (*Lissemys granosa* par exemple), et donc de la confluence des sillons, sur la formation de cupules rares ou absentes.

Chez les Trionychinae : les cupules sont nombreuses et les fragmentations en grains moins abondantes, plutôt restreintes au plastron.

D'un individu à l'autre tous les éléments varient sans que l'on puisse faire la part, généralement,

Source : MNHN, Paris

des variations individuelles liées ou non à la croissance et des variations géographiques et écologiques, et s'en servir pour la taxonomie : largeur et hauteur relative des bourrelets à crête arrondie ou aiguë, degré de fragmentation, contour et profondeur des cupules, régularité de leur alignement, dimensions des éléments de décoration par rapport à la plaque, etc...

Chez certains spécimens de Trionychinae l'alignement des bourrelets en ovales autour de l'axe médian reste toujours très net, à la périphérie tout au moins (voir Pl. X fig. 1 et 2); parfois au contraire l'envahissement des plaques par les cupules et l'aspect en « nid d'abeille » masquent ces aspects d'ellipses (voir Pl. XIII fig. 1 et 3); le plus souvent, la partie médiale est occupée par des cupules en nid d'abeille ou des bourrelets serrés, la partie latérale par des alignements nets de cupules ou bourrelets écartés. L'ornementation intéressant l'ensemble de la carapace, les bourrelets et cupules d'une plaque se poursuivent sur la plaque suivante ; mais souvent, aux bords antérieurs et postérieurs des pleurales, il y a de petites stries, variables en longueur et en netteté, perpendiculaires aux sutures occupant le fond des cupules, elles-mêmes à cheval sur les sutures ; ce qui perturbe l'unité de la décoration (voir Pl. IX fig. 4). En outre chez certains individus ou groupes d'espèces, les rangées de cupules disposées sur les sutures sont très allongées par rapport aux autres.

Sur les neurales on a ou bien des cupules en nid d'abeille, ou bien des cupules alignées irrégulièrement suivant la longueur des plaques, ou bien des bourrelets ou cupules ordonnés radiairement à partir du centre de la plaque ; en fait chaque neurale forme un centre de radiation à partir duquel les bourrelets sont disposés en rayons d'une part, et perpendiculairement à chaque rayon d'autre part, non seulement sur la neurale mais aussi sur la paire de pleurales adjacentes (la nuchale à l'avant pour la neurale 1 et les dernières paires de pleurales jointives médianement pour la dernière pleurale).

Aux variations de la décoration qui ont été mentionnées, il faut adjoindre l'effet de l'érosion sur les spécimens fossiles : bourrelets émoussés ou au contraire aiguisés, et l'effet de l'âge juvénile.

Les jeunes individus ont une ornementation particulière qui a servi souvent de base à la création de nouvelles espèces en paléontologie ; à la décoration de l'adulte s'ajoutent des bourrelets plus ou moins méandriques, dont la direction générale est longitudinale, disposés de part et d'autre de la série neurale (voir Pl. XIII fig. 1) ; ces bourrelets donnent l'impression que la carapace est plissée et va se déplisser en grandissant. Si l'espèce peut atteindre de grandes dimensions (50 ou 60 cm de longueur de carapace), on trouvera ce caractère juvénile sur les individus déjà grands comme des adultes d'autres espèces (20 cm par exemple). De toute façon, on voit que l'individu peut encore grandir à la proportion de côte libre dépassant latéralement chaque pleurale ; chez le jeune elle est très importante par rapport à l'ensemble de la carapace.

## 2 — PLASTRON.

Les éléments d'os dermique orné sont appelés callosités. Tous les os du plastron n'en sont pas recouverts et le développement des callosités dépend de l'espèce, de l'âge et d'autres facteurs indéterminés. En général, chez les Trionychinae, seuls sont ornés les hyohypoplastrons et les xiphiplastrons, ou même seulement les hyohypoplastrons (*Trionyx euphraticus* par ex.) ; à l'occasion les préplastrons et l'épiplastron le sont également (*T. muticus* par ex.). Siebenrock (1902 b) a donné des représentations du plastron des espèces actuelles de Trionychidae ; les figures sont intéressantes mais, en ce qui concerne les callosités, ne sont l'expression que d'une partie des individus (stade de croissance). Chez les Lissemydinae, le développement des callosités est très variable mais dans l'ensemble les callosités antérieures sont plus développées que chez les Trionychinae.

On a parfois une paire supplémentaire de callosités sur les préplastrons (*Cyclanorbis senegalensis*, *in* Siebenrock 1902 b, p. 840) ; dans certains cas seules les callosités hyohypoplastrales sont développées, dans d'autres les xiphiplastrales font défaut.

Tout ceci explique le grand nombre d'espèces créées par erreur. Chez tous les Trionychidae, l'ornementation du plastron est faite de bourrelets, fractionnés ou non en petits segments, tubercules ou grains (surtout chez les Lissemydinae) et isolant ou non des cupules (surtout chez les Trionychinae). Il y a un centre de radiation pour chaque callosité, et notamment un seul centre pour la callosité hyohypoplastrale (voir Pl. XII fig. 3 et Pl. XIII fig. 11 p. ex.).

De même que pour la carapace dorsale, l'ornementation du plastron varie fortement : largeur et profondeur des sillons, des bourrelets, grains, cupules, importance du développement de chacun de ces éléments, régularité de leur agencement, aspect plus ou moins concentrique de la décoration préservé ou non avec l'âge, etc... Dans l'ensemble la décoration du plastron est plus fine que celle de la carapace dorsale (dimension réduite des éléments) ; chez les Trionychinae il est fréquent, chez les fossiles, que la carapace dorsale ait plus de cupules que le plastron qui en revanche est souvent plus granulé.

Source : MNHN, Paris

3 — Conclusion.

On ne peut utiliser la décoration en taxonomie que très prudemment. Si l'on dispose de nombreux spécimens dans plusieurs gisements, on peut arriver à reconnaître un type de décoration par gisement, pour l'ensemble ou la majorité des spécimens ; c'est le cas du Mont-de-Berru (Thanétien de la Marne), du Monte-Bolca (Lutétien inférieur en Italie) et des gisements du Cuisien-Lutétien du Bassin Parisien et de Belgique ; on peut alors présumer que tous les spécimens de France et de Belgique ayant la même décoration émoussée granuleuse appartiennent à une même espèce, distincte de celle du Mont-de-Berru (laquelle comporte peu de cupules séparées par des bourrelets aigus) et de celle du Monte-Bolca (à cupules nombreuses et à bourrelets plus arrondis) ; si la distinction spécifique dans les trois groupes de gisements est vraisemblable, l'appartenance de tous les fossiles du Cuisien-Lutétien de France-Belgique n'est pas prouvée et peut-être n'a-t-on là que la preuve de l'existence de trois lignées différentes ou bien l'effet de conditions de milieu indépendantes de la phylogénie. D'autre part, certains types de décoration se répètent dans le temps et dans l'espace, sans qu'on puisse même parler de preuve d'appartenance à une même lignée ; décoration identique d'un *Trionyx* américain (*Platypeltis*) et d'un *Trionyx* de France (*Trionyx* s. s.). Toutefois, si deux espèces peu éloignées dans le temps et dans l'espace ont la même décoration d'ensemble, on peut soupçonner leur attribution à une même lignée (cas des espèces du Monte-Bolca et de Monteviale d'Italie, peut-être).

En attendant des certitudes sur l'utilité de la décoration, je pense qu'il convient de continuer de la décrire et de la figurer pour ménager l'avenir, et même je pense qu'on peut l'utiliser comme critère accessoire en taxonomie ; c'est le cas de la décoration de l'espèce d'Artenay (Burdigalien), identique pour une bonne partie des spécimens à celle de nombreux représentants de l'espèce du Steiermark (Autriche), *Trionyx stiriacus*, les crânes ou fragments de crâne présentant par ailleurs de grandes similitudes dans les deux gisements.

## SUBDIVISION DU GENRE *TRIONYX* s.l.

*Trionyx* Geoffroy, 1809.

Type par désignation originelle : *Trionyx aegyptiacus* Geoffroy, 1809.

Espèce-type : *Testudo triunguis* Forskål, 1775.

Voir la synonymie du genre et de l'espèce, et la redéfinition de l'espèce *triunguis* par Loveridge et Williams 1957.

Introduction sur l'emploi du terme « *TRIONYX* »

Il est d'usage courant en paléontologie d'utiliser, pour un certain genre de Trionychidés distinct d'un autre nommé *Lissemys*, le nom de « *Trionyx* » plutôt que celui d'*Amyda* (voir Loveridge et Williams 1957).

En zoologie, l'un ou l'autre noms sont employés suivant les auteurs, et *Amyda* surtout en Amérique du Nord, *Trionyx* surtout dans l'ancien monde, malgré la décision de la Commission Internationale de Nomenclature zoologique, requise par Conant et Goin (1948).

Je renvoie le lecteur aux arguments des demandeurs et de la Gommission en faveur d'*Amyda* d'une part, à ceux de Loveridge et Williams 1957 en faveur de *Trionyx* d'autre part.

Je ferai remarquer les conséquences de l'application de la décision de la Commission, pour laquelle les deux noms de *Trionyx* et *Amyda* sont valables :

1) *Amyda* (Schweigger, M.S.) Geoffroy, 1809, espèce-type *javanica* Geoffroy, 1809 c'est-à-dire *Testudo cartilaginea* Boddaert, 1770 ; espèce-type par monotypie, d'après une synonymie mentionnée par Geoffroy, 1809 : « *Amyda Javanica*, par M. Schweigger, dans un manuscrit communiqué à l'Institut ».

2) *Trionyx* Geoffroy, 1809, espèce-type *coromandelicus* Geoffroy, 1809, c'est-à-dire *punctata granosa* (Schoepff, 1801) ; espèce-type fixée par Fitzinger, 1843.

Effectivement, les espèces *javanica* et *granosa* ne sont pas congénériques, ce que Geoffroy ne savait pas lors de la création de *Trionyx* en 1809.

Conséquences : Si *Amyda* est substitué à *Trionyx* pour toutes les espèces congénériques de *javanica*, en revanche

Source : MNHN, Paris

*Trionyx* désignera les espèces congénériques de *granosa* ; ce nom prendra donc la place de *Lissemys* M. A. Smith, 1931, espèce-type *punctata* (Lacépède, 1758). Or, ce nom de *Lissemys* se substituait notamment à *Emyda* Gray, 1831 (espèce-type *punctata*) forme transposée de Amyda.

Ainsi, au lieu d'avoir, comme dans ce mémoire, les sous-familles des Trionychinae et des Lissemydinae, nous aurons les Amydinae (ex-Trionychinae) et les Trionychinae = Lissemydinae, la Commission étant seule habilitée à décider du nom du groupe-famille à utiliser. Il ne faudra pas confondre Amydinae avec « Emydinae » Lydekker, 1889, tiré de *Emyda* Gray, 1831 (donc = Lissemydinae), ni avec Emydinae Baur, 1893, sous-famille de Testudinidae et nom provenant de *Emys* Duméril, 1806, espèce-type *Testudo orbicularis* Linné, 1758.

Or, si Geoffroy Saint-Hilaire n'a pas expressément désigné l'espèce *aegyptiacus* (= *triunguis*) comme type de *Trionyx*, ce que pensent Loveridge et Williams contrairement à la Commission, il disait : « le trionyx d'Égypte, représenté planche I, *vue en dessous et de côté*, nous donnant une idée exacte du port et des caractéristiques génériques des trionyx », etc... De sorte que bien des auteurs, du temps de Geoffroy comme à l'heure actuelle Loveridge et Williams, considèrent que *Trionyx* a pour espèce-type *aegyptiacus* (= *triunguis*) et non *coromandelicus* (= *granosa*).

D'autre part : les espèces de Geoffroy, 1809, considérées par la Commission comme congénériques de *javanica* (= *cartilaginea*) ne le sont pas toutes ; c'est ce qui ressort de nombreuses études antérieures et de celle effectuée ici. Les espèces nordaméricaines, se rattachant au groupe de *ferox* Schneider, 1783 d'une part, les espèces européennes fossiles et africaine actuelle se rattachant au groupe de *triunguis* d'autre part, appartiennent à deux genres distincts de celui auquel on doit rapporter les espèces indoasiatiques congénériques de *javanica* (= *cartilaginea*). C'est à *Platypeltis* Fitzinger, 1835, espèce-type *Testudo ferox* Schneider, 1783 que l'on doit rapporter les espèces nordaméricaines, pour lesquelles de nombreux auteurs américains veulent le nom d'*Amyda*.

Si l'on applique la décision de la Commission, substituant *Trionyx* à *Lissemys*, il faudra choisir un autre nom de genre pour l'espèce *triunguis* et ses congénères. D'après la liste de synonymes de Loveridge et Williams 1957 ce devrait être *Aspidonectes* Wagler, 1830.

Pour le moment, mon enquête n'est pas encore assez avancée pour que je puisse dire exactement quelles sont les espèces indoasiatiques congénériques de *Amyda cartilaginea*. En l'absence d'un consensus à l'échelle mondiale et devant les difficultés et les confusions que peut entraîner l'application de la décision de la Commission, je m'en tiens au nom de *Trionyx* au sens large pour toutes les espèces attribuées par Geoffroy à son *Trionyx*, sauf pour *coromandelicus* (= *granosa*) et ses congénères, pour lesquelles je garde le nom de *Lissemys*. De même, le nom de *Trionyx* s. l. est indispensable aux paléontologues qui ne peuvent que rarement déterminer avec précision le genre mais veulent le distinguer des autres Trionychinae (*Chitra*, *Pelochelys*, etc...).

De ce fait, j'admets que « *aegyptiacus* » = *triunguis*, est l'espèce-type de *Trionyx* s. l. et s. s.

Dans le paragraphe I suivant, je m'efforce de faire ressortir les distinctions entre les groupes d'espèces actuelles de *Trionyx* s. l., d'après les données de la littérature et d'après mes observations personnelles.

J'examine ensuite (paragraphe II) les subdivisions de *Trionyx* s. l. d'après les données de la paléontologie, comportant notamment l'examen d'autres genres de Trionychinae fossiles.

Mes conclusions et la nomenclature provisoirement retenue sont données p. 145-146.

## I. — DONNÉES DE L'ANATOMIE COMPARÉE DES ESPÈCES ACTUELLES

Remarque : en cas d'absence de précision dans ce chapitre, « *Trionyx* » est considéré au sens large.

### 1. — La carapace[1].

a — C'est sur des restes de *carapace dorsale* que les espèces fossiles sont généralement fondées. Depuis le Crétacé supérieur on compte plus de 200 espèces qui reposent sur des restes généralement incomplets de carapace. La variation individuelle étant très forte, comme cela a été démontré bien des fois (cf. Hummel, 1928), on se trouve devant la situation absurde où pour presque chaque gisement, et même souvent pour chaque spécimen, on a un nom différent.

Il est possible que des espèces aient un type particulier de carapace dorsale, variant seulement entre certaines marges et que l'on pourrait définir d'après des critères tels que la forme du disque osseux (plus ou moins allongé ou arrondi), le nombre de pleurales, la longueur de la dernière paire et

1. J'ai examiné les carapaces conservées au British Museum (Natural History) et au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (Anatomie comparée).

Source : MNHN, Paris

ses contours, la présence de la préneurale, le type de décoration déjà mentionné plus haut, les dimensions maximum atteintes, etc... ; il faudrait avoir un très grand nombre d'individus en bon état et avec tous les stades de croissance, ce qui n'est jamais le cas. Il n'est même pas sûr que l'on arrive au-delà du groupe d'espèces. Le tableau 5 montre les grands types de carapaces des espèces actuelles.

b — *Le plastron :* Siebenrock (1902 b), après Boulenger (1889), a démontré que le plastron des Trionychidae était très utile et plus typique de l'espèce que la carapace dorsale, de même que chez toutes les Tortues. Avec le plastron complet on peut effectivement reconnaître la plupart des groupes d'espèces actuelles, mais non pas chaque espèce.

Pour les zoologues, des critères tels que couleur et tubercules charnus sont bien utiles quand les éléments osseux ne se distinguent pas d'une espèce à l'autre. Le paléontologue devra se contenter de la carapace. Or les critères fournis par le plastron sont limités : il y a des variations individuelles dont on a déjà parlé ; le plastron devient de plus en plus massif avec l'âge, par étalement des callosités, suivant un mode variant en outre non seulement spécifiquement mais aussi individuellement. Annandale, 1912 signale que la présence ou l'absence de la callosité entoplastrale (*T. nigricans*, *T. gangeticus*) est indépendante de l'âge et du sexe.

Quand le plastron est devenu massif, on ne voit plus la forme des apophyses digitées que recouvrent les callosités et le critère fondé sur elles et mis en avant par Siebenrock (1902 b) est inutilisable. Le degré d'écartement des branches antérieures préplastrales varie aussi avec l'âge, ainsi que je l'ai observé chez *Trionyx gangeticus*, et en outre il faudrait s'entendre sur les termes « écarté » et « rapproché ». La longueur relative des branches antérieures et postérieures préplastrales varie : par exemple un jeune *T. leithii* figuré par Annandale (1912, fig. 2) a une branche droite postérieure plus longue que l'antérieure, à l'inverse du côté gauche. L'angle que forment les deux épiplastrons soudés (« entoplastron ») n'est pas constant : il est dit « droit », « aigu » ou « obtus » mais en fait il varie d'aigu à droit (ex. *T. ferox*) ou de droit à obtus (ex. *T. gangeticus*, *T. cartilagineus*).

Il faudrait donc reprendre l'étude du plastron des espèces actuelles sur un grand nombre de spécimens, mais de toute façon je ne suis pas sûre que l'on puisse jamais distinguer uniquement sur cette base certaines espèces proches.

En conclusion, grâce au plastron :

1° *Chez les espèces actuelles* (cf. tableau 5) *on distingue* :

— Les espèces à branches préplastrales antérieures courtes (plus courte que la postérieure) : *T. triunguis* d'Afrique, les espèces du groupe d'Amérique, le groupe asiatique *euphraticus-swinhoei* et aussi, dans une certaine mesure, *T. gangeticus* d'Inde (branches postérieures à peine plus courtes).

— Les espèces asiatiques à branches préplastrales antérieures longues : *T. sinensis*, *formosus*, *cartilagineus*, *steindachneri* et *subplanus*.

— Les espèces d'Inde liées à *gangeticus* et dont les branches préplastrales antérieures sont supérieures ou égales aux branches postérieures : *T. leithii*, *hurum* et *nigricans*.

Dans le premier groupe on distingue encore *T. triunguis*, par le bord médiopostérieur de l'hyoplastron qui porte une bordure continue d'apophyses, ce qui n'est visible que tant que la callosité n'a pas envahi tout l'hypoplastron (c'est aussi d'ailleurs le cas de *Chitra* et de *Pelochelys*). Les autres espèces ont deux lots d'apophyses médiopostérieures hypoplastrales (comme aussi d'ailleurs les Lissemydinae) ; une franchement médiale et une à trois postérieures, avant le xiphiplastron. *T. subplanus* (juvénile, figuré p. 818 par Siebenrock 1902 b) est intermédiaire entre les deux groupes, par l'absence de la branche hypoplastrale médiale antérieure.

Ensuite, pour distinguer plus précisément les espèces par le plastron, il faut faire appel à des critères d'emploi délicat ; on remarquera ainsi (connaissant par ailleurs les possibilités de variation individuelle et de variation avec la croissance), la ressemblance d'espèces par ailleurs aussi distinctes que *T. spinifer* d'une part et *T. euphraticus* et *swinhoei* d'autre part, telles qu'elles sont figurées par Siebenrock 1902 b (p. 830, 831 et 828) (voir aussi Siebenrock 1913, p. 213 et Heude 1880, pl. Ia) ; on y parviendra en sachant que *T. spinifer* n'atteint pas d'aussi grandes dimensions que les deux autres et développe beaucoup et précocement ses callosités xiphiplastrales, à l'inverse des deux autres. *T. sinen-*

Source : MNHN, Paris

*sis* (voir Heude 1880) pourra être distingué des espèces à branches préplastrales antérieures longues et écartées du groupe *cartilagineus* grâce aux multiples apophyses formant les extrémités épiplastrales et à l'arrondi postérieur des callosités xiphiplastrales de l'adulte, étalées en largeur, grâce aussi à sa décoration non cupulée. Il reste alors plusieurs espèces pour lesquelles on n'a pas assez décrit et figuré les stades de développement ; comment reconnaître *T. swinhoei* de *T. euphraticus*, sachant que l'angle d'écartement des branches épiplastrales (critère de Siebenrock) peut varier et que la différence entre les xiphiplastrons réside dans leur disposition plus ou moins oblique par rapport à la ligne médiane? S'il s'agissait de fossiles, on ne le pourrait pas. Il en va de même pour les espèces américaines, celles du groupe *hurum*, enfin celles du groupe *cartilagineus*, à cause des variations individuelles.

2) *Chez les fossiles :* on ne peut aller loin dans la détermination ; plastrons incomplets (principalement pour la région antérieure très fragile), éléments non en place, stade de croissance inconnus. L'examen des plastrons conservés montre qu'en fait le type de plastron à branches préplastrales antérieures courtes et écartées est le type primitif et que les branches antérieures allongées ne se sont développées que récemment en Asie. La bordure continue d'apophyses hypoplastrales médiopostérieures se rencontre non seulement chez les espèces d'Europe que l'on peut relier en une lignée par les caractères du crâne (*Trionyx* s. s.), mais aussi chez les espèces du groupe américain (*Platypeltis :* p. ex. « *Amyda* » *mira*) en revanche des espèces de la lignée de *Trionyx* s. s. peuvent avoir deux lots d'apophyses, discontinus.

2. — L'APPAREIL HYOÏDIEN.

Siebenrock et Annandale ont démontré son utilité en systématique. Comme l'hyoïde complet n'est presque jamais conservé à l'état fossile, on ne peut pratiquement pas l'utiliser en paléontologie.

3. — LE SQUELETTE APPENDICULAIRE.

Les humérus et fémurs de Trionyx sont relativement fréquents dans les gisements, mais pas au point de pouvoir servir de base à des études statistiques. Les quelques squelettes de *Trionyx* actuels que j'ai examinés n'ont d'ailleurs pas montré de différence entre espèces. Il en va de même pour les vertèbres, rares d'ailleurs. Pour les ceintures, dont l'élément le plus fréquent à l'état fossile est la scapula, il serait intéressant de faire des recherches systématiques sur les espèces actuelles comme sur les fossiles afin de voir si au moins le groupe d'espèces ne serait pas reconnaissable grâce à leur morphologie.

Exemples :

| | *T. cartilagineus* 1883-1798 et 1896-265 | *T. triunguis* 1887-837 | *T. gangeticus* 1887-838 |
|---|---|---|---|
| procoracoïde | rectiligne | courbé vers l'avant (pl. VI fig. 5 b), comme les Lissemydinae | un peu courbé vers l'avant |
| pubis | processus latéral plus grand que le processus médian, comme chez les Lissemydinae (Pl. VI fig. 1) ; une profonde encoche entre les deux processus ou non | processus médian plus développé que le processus latéral (Pl. VI fig. 2) | comme *cartilagineus* et les Lissemydinae ; pas d'encoche |
| ischion | une encoche plus ou moins profonde entre la partie postérieure du processus médian (*crista media*) et la *spina ischiadica* | pas d'encoche (Pl. VI fig. 2) | pas d'encoche |

Source : MNHN, Paris

| | trifunguis<br>Afrique-Israël | sinensis<br>Asie orientale de la Mongolie à l'Indochine | gangeticus (*)<br>Inde du Nord | leithii<br>Inde du Nord (centre) | hurum<br>Inde du Nord (Est) | nigriceps<br>Bengale (S.E.) | ocellatus<br>grande | cartilagineus<br>Inde du Sud, Sonde | steindachneri<br>Chine du Sud, Indochine | subplanus<br>Inde du Sud, Sonde, Philippines | ferox-spinifer-emoryi; muticus<br>Amérique du Nord | swinhoei<br>Chine | euphrsticus<br>Proche et Moyen-Orient |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| vomer | non prolongé ventralement jusqu'au foramen intermaxillaire | | | | | | | | | | prolongé ventralement jusqu'au forsmen intermaxillsire | | |
| longueur choanes | inférieure à celle du foramen intermaxillaire | | supérieure à celle du foramen intermaxillsire | | | | | | | | | égale ou inf. à celle du foramen | inférieure à celle du foramen |
| distsnce ouverture choanes - ouverture foramen intermaxil | grande, supérieure à la longueur de la plus grande ouverture (exceptionnellement supérieure à la longueur de la plus petite) (*) | | | | | | | | | petite: inférieure ou égale à la longueur de la plus petite ouverture | | | |
| bord médial du bec | ne touchant pas les choanes | touchant les choanes | ne touchsnt pas les choanes | touchant les choanes | | | | | | | | touchant les choanes ? | ne touchant pas les choanes |
| importance du sillon palstin | modéré-faible | faible | large et profond | modéré | faible | modéré (actuellement assez large ou profond) | | | | modéré | large et profond | | |
| bords du sillon en avant des choanes | parallèles | divergents | parallèles | presque parallèles (convergents) | divergents | ? convergents ? | | | | parallèles | parallèles à convergents | convergents | |
| choanes et foramen intermaxillaire | petites choanes | très petites chosnes | | | foramen arrondi | foramen arrondi | | | | choanes allongées relativement grandes | foramen et choanes grands et allongés | foramen et choanes grands et arrondis | |
| symphyse mandibulaire | lisse | | crête postérieure triangulaire | sillon, trace de crête médiane | sillon, crête fine chez le juvénile | forte crête médiane | | lisse | | | | | |
| éléments particuliers | | | | | | | | | | orbites grandes, arc postorbitsire et espsce interorbitaire étroits | | | |
| pleursles 8 | non réduites | | | | | | | | | séparées par la dernière neurale | très réduites ou absentes | réduites en partie | |
| préneursle | absente | | toujours présente | | | | ente | occasionnelle | absente | | | | |
| ocelles: peau du disque dorsal du jeune à: | | | | ocelles petits | ocelles | | | | | | | | |
| hypoplsatron | apophyses médisle et médiopostérieures jointives en une bordure continue | apophyses médisle et médiopostérieures | | | | | ures en deux lots nets | | | pas d'apophyse médisle bien isolée | deux lots d'apophyses | | |
| prépl astron — longueur de la branche antérieure | nettement inférieure à celle de la postérieure | supérieure à celle de la postérieure, recourbée antéromédialement | un peu inférieure à celle de la postérieure | supérieure ou égale à celle de la postérieure | | | ieure à celle de la postérieure | comme formosus, souvent recourbée antéromédialement | supérieure à celle de la postérieure | | nettement inférieure à celle de la postérieure | | |
| prépl astron — écart entre les deux branches antérieures | supérieur (**) à la largeur de leur base | supérieur ou inférieur à ladite lsrgeur | inférieur à ladite lsrgeur | | | | | nul (branches jointives) ou presque | à peu près égal à ladite largeur | supérieur ou égal à ladite largeur | | inférieur à ladite largeur | |
| éléments particuliers du plastron | (**): éventuellement réduit par un étalement médial des deux bases | branches épiplastrales à extrémités postérieures larges, xiphiplastrons arrondis postérieurement quand bien développés | | | | | | | | | chez muticus: angle épiplastral obtus; callosités pré- et épiplsatrales fréquentes; plsstron le plus massif | callosités xiphiplastrales non développées, non ornées | |

Source : MNHN, Paris

## 4. — Crâne et mandibule.

Loveridge et Williams (1957) ont attiré l'attention sur le fait que les crânes de *Trionyx* actuels n'avaient pas suffisamment été exploités. Pour les paléontologues, les crânes sont extrêmement rares ; sur plus de deux cents espèces fossiles, vingt environ ont des restes plus ou moins complets de crânes, quinze en sont figurés dont huit seulement par la face palatine (la plus intéressante) entièrement conservée ou dégagée.

Ayant à ma disposition trois crânes de *Trionyx* fossiles, j'ai fait, comme Loveridge et Williams, une enquête sur les espèces actuelles et en outre sur les fossiles, mais je n'ai pu observer les crânes secs de toutes les espèces actuelles ni les types généralement non préparés, et je n'ai eu en main que peu de crânes par espèces ; les résultats exprimés ici le sont donc à titre d'exemple et n'aboutissent pas à la distinction radicale de toutes les espèces ni à leur regroupement définitif, mais ils confirment en grande partie l'enquête de Loveridge et Williams en l'explicitant et ils montrent que les groupes d'espèces sont l'aboutissement de lignées très anciennes.

Échantillons de Trionyx examinés :

L = Longueur sagittale du crâne, du bout du museau à l'extrémité postérieure du condyle occipital, en mm[1].

*ater :* O, pas de figure ni de renseignement sur le crâne sec dans la littérature consultée ; *cartilagineus :* BM-1929-10-18-3, L = 77 ; MNHN, H-1867-1, L = 110 ; MNHN, AC.1883-1817, L = 131 ; MNHN, AC, *euphraticus :* NHMW, n° 132, L = 75 ; groupe *ferox* : « *ferox ferox* », AMNH, 57.382, L = 73 ; MNHN, AC.1943-125, L = 73 ; « *spiniferus* », MNHN, H.DD71, L = 75 ; « *ferox emoryi* » ou « *spiniferus emoryi* », BM, 1873-8-13-6, L = 36 ; *gangeticus*, spécimen figuré de Cuvier ; MNHN, AC.1887-838, L = 77 ; MNHN, AC.A 5226, L = 80 ; BM, 1886-8-26-1, L = 109 ; *hurum* ; BM, 1868-2-12-15, L = 79 ; *leithii*, BM, 1870-7-12-1, L = 38 ; BM, 1947-3-6-7 (un syntype de Gray), L = 65 ; *muticus* ; O, figuré *in* Gray, 1873 ; *nigricans*, BM, 1929-12-25-1, mandibule figurée *in* Annandale, 1912 ; *sinensis*, BM, 1863-2-23-11, L = 57 ; MNHN, H.TTR 2, L = 65 ; H.TTR 1 (n° 2), L = 73 ; H.TTR 1 (n° 1), L = 80 ; *steindachneri* : O, (mal) figuré Bourret, 1841 ; *subplanus*, NHMW, 1871, L = 38,5 ; *swinhoei* : O, figuré avec bec corné *in* Heude, 1880 ; *triunguis*, MNHN, 1944-281, L = 27,5 ; 1972-79, L = 71 ; A 5227, L = 84 ; A 5242, L = 140 ; H.TTR 4, L = 53 ; BM, 1954-1-14-4, L = 63.

### a) *Proportions relatives du crâne :*

En zoologie, dans les diagnoses des espèces, les proportions relatives des orbites, de l'espace interorbitaire, de l'arc postorbitaire, de la distance extrémité du museau-orbite, etc... sont souvent données à côté des caractères morphologiques. Or il arrive que ces proportions ne tiennent pas compte de toutes les variations intraspécifiques (stades de croissance, variations individuelles, variations géographiques) qui se recoupent d'ailleurs souvent d'une espèce à l'autre. Ces données ne sont alors pas utilisables pour le paléontologue qui n'a souvent qu'un spécimen dans un état plus ou moins bon.

*— Caractères liés à la croissance.*

Signalons d'abord que le crâne grandit durant toute la vie mais qu'avec l'âge la croissance en largeur finit par l'emporter sur la croissance en longueur, comme chez les Crocodiles.

1) La largeur de l'espace interorbitaire (largeur minimum mesurée) augmente avec l'âge :
— par rapport à la longueur du crâne ;
— par rapport à la longueur de l'orbite (diamètre longitudinal) comme chez les Crocodiles.

2) La longueur de l'orbite diminue par rapport à la longueur du crâne, comme chez les Crocodiles.

3) La longueur de la symphyse mandibulaire augmente par rapport à la longueur de l'orbite. Elle peut être d'abord inférieure à l'orbite, dont les proportions par rapport au crâne diminuent avec l'âge, puis supérieure, par exemple chez *T. triunguis* ; elle ne varie relativement pas par rapport à la longueur du crâne ; à partir d'un certain stade elle augmente seulement un peu par rapport au très jeune individu.

4) La longueur de l'orbite par rapport à sa largeur est constante, comme chez les Crocodiles.

5) La longueur du museau par rapport à sa largeur (à la base de la racine de l'arcade jugale) est constante, de même que *par rapport à la longueur du crâne* (la longueur du museau étant mesurée sagittalement entre l'extrémité antérieure de celui-ci et l'extrémité postérieure des choanes, à la transversale de la base de la racine de l'arcade jugale). Ce qui varie pour le museau, c'est la surface masticatrice, dont la largeur augmente chez certains vieux individus et dont la morphologie varie avec le régime alimentaire ; cette surface est très large chez les individus de type broyeur (cf. Villiers, 1958, pour *T. triunguis*, dont, ici, nous n'avons mesuré que des non broyeurs).

1. Les espèces *leithii*, *ferox*, *sinensis*, *subplanus* et *muticus* sont petites par rapport à *triunguis*, *gangeticus*, *cartilagineus*, *euphraticus* et *swinhoei*.

Source : MNHN, Paris

Naturellement, les caractères constants sont les plus intéressants en paléontologie mais seule la conjonction de plusieurs caractères permet de reconnaître l'espèce.

*— Proportions variables ou constantes suivant les espèces ?*

Certains résultats ne sont pas clairs faute d'échantillon suffisant :

Exemples de proportions variant avec les espèces :

1) Longueur de l'arc postorbitaire par rapport à la longueur du crâne ;
*triunguis* (tableau 6) : à peu près constant ; de l'ordre de 5 % avec extrêmes de 3,7 % et 7 % ;
*gangeticus* : constant : 7,7 % ; 7,5 % ; 7,3 %.
*sinensis* : variable : 5,2 % ; 6 % ; 11,2 % ; 8,7 % (hétérogénéité géographique, de régime ou autre ?)
*cartilagineus* : augmente avec l'âge ; 5,8 % ; 8,3 % ; 10,1 %.

On pourrait en déduire que, relativement et en moyenne, l'arc postorbitaire de *triunguis* est court par rapport à celui de *gangeticus*.

2) Longueur du foramen intermaxillaire et des choanes par rapport à la longueur du museau, en fonction de la croissance :

| | % | choanes | foramen intermaxillaire |
|---|---|---|---|
| *triunguis* (juvénile exclu) voir tabl. 6 | diminue avec l'âge de : | 22,5 à 14,8 % (avec variations) | 37,2 à 27,7 % |
| *cartilagineus* | diminue avec l'âge | 38,2 % ; 25,1 % ; 22,4 % | 24,1 % ; 23,1 % ; 19,3 % |
| *sinensis* | variable : | | |
| | minimum : | 10,3 % | 20,8 % |
| | maximum : | 18 % | 28,5 % |
| *gangeticus* | constant ou variable : | | |
| | minimum : | 25 % | 28,5 % |
| | maximum : | 25,7 % (à peu près constant) | 33,9 % (variable) |

Les pourcentages fournis par ces quelques spécimens traduisent ce que montre l'observation, à savoir que les choanes sont :

— petites chez *sinensis*, pour un foramen intermaxillaire moyen ;
— moyennes à petites chez *triunguis* pour un foramen qui varie de grand à moyen ;
— moyennes chez *gangeticus* pour un foramen grand ;
— grandes à moyennes chez *cartilagineus* pour un foramen qui varie de moyen à petit.

Il est très important pour la systématique de noter que les choanes sont toujours, pour chaque espèce, soit plus petites soit plus grandes que le foramen intermaxillaire (voir tabl. 5).

3°) Longueur de l'orbite et largeur de l'espace interorbitaire par rapport à la longueur du crâne :

Cet exemple montre à quel point il est difficile de se fonder sur la proportion des orbites, et corrélativement celle de l'espare interorbitaire, pour distinguer deux espèces ; prenons six crânes de dimensions à peu près équivalentes, comme s'il s'agissait de six fossiles :

| | *ferox* | *sinensis* | *triunguis* | *gangeticus* | *cartilagineus* | *hurum* |
|---|---|---|---|---|---|---|
| longueur du crâne en mm | 73<br>73 (autre spécimen) | 73 | 71 | 77 | 77 | 79 |
| % longueur orbite sur longueur crâne | 20,5 | 16,4 | 19,7 | 19,4 | 19,4 | 19 |
| % largeur espace interorbitaire sur longueur crâne | 6,9<br>9,3 (autre spécimen) | 10,9 | 11,9 | 10,3 | 11,6 | 15,8 |

Source : MNHN, Paris

Ce tableau montre qu'à longueur de crâne égale, les orbites de *T. ferox* sont grandes et l'espace interorbitaire étroit, tandis que celles de *sinensis* sont petites et l'espace interorbitaire relativement large (mais en fait pas tellement par rapport aux autres espèces). Nous pourrions difficilement distinguer les quatre espèces suivantes du tableau, sauf tout de même *luruni* dont l'espace interorbitaire est relativement important par rapport aux précédentes et les orbites « modérément » grandes, compte tenu de la longueur du crâne.

Nous savons, par ailleurs, que la taille maximum atteinte par une espèce varie avec le sexe et la localité; quand ceux-ci ne sont pas précisés, nous ne pouvons pas nous appuyer sur les caractères variables avec l'âge. En réalité, il apparaît que *T. ferox* a toujours de grandes orbites et un espace interorbitaire étroit et que ce n'est pas un caractère de l'espèce mais un caractère du groupe des espèces américaines, du genre *Platypeltis* en fait. En outre un autre spécimen américain de 73 cm de longueur de crâne, également déterminé en collection comme *ferox*, montre que l'amplitude de variation individuelle de l'espace interorbitaire est relativement importante : pourcentage par rapport au crâne : 9,3% (pour un pourcentage de 20,5% de longueur de l'orbite par rapport à la longueur du crâne, comme sur l'autre spécimen); c'est tout de même un pourcentage inférieur à celui des autres espèces, mais la notion de « étroit » est alors pour le moins subjective. Enfin, si l'on considère le cas de *triunquis* (tableau p. 131) où pour six spécimens, croissant de 27,5 à 140 mm de longueur de crâne, le pourcentage de l'espace interorbitaire passe de 7,2 à 13,5 et celui de l'orbite de 25,4 à 16,4, on voit qu'il n'y a aucune possibilité de s'appuyer sur ce genre de comparaison quand on a affaire à un très petit nombre de spécimens, fréquemment incomplets ou déformés.

b) *Morphologie du crâne :*

Les proportions relatives du crâne étant d'emploi délicat, on peut examiner alors sa morphologie : il y a des variations individuelles pour la plupart des caractères externes du crâne, et apparemment peu de différences entre espèces; citons celles des variations qui concernent : le contour du foramen intermaxillaire, celui des choanes (variation faible), la surface masticatrice (largeur, contour, sinuosités), la largeur des ptérygoïdes, la forme du basioccipital, celle du basisphénoïde et son prolongement ventral jusqu'aux palatins non constant, la forme du bord dorsal de la narine externe, le recouvrement (en face dorsale) du carré par le squamosal s'étendant ou non jusqu'au prootique, le degré d'émargination latérale, le degré de recouvrement du quadratojugal par le jugal, la disposition des foramens palatins postérieurs. la longueur du vomer par rapport aux palatins, la longueur du postorbitaire, la forme des processus squamosoopisthotiques, la forme de la fenêtre postotique avec ou sans processus descendant de l'opisthotique, l'importance de la *crista praetemporalis* (*processus trochlearis oticus*) et de la crête postcolumellaire, le dégagement plus ou moins fort du *processus articularis* du carré par rapport au corps de l'os, la forme de l'espace de jonction entre les « fosses temporales » supérieures et inférieures, le degré d'inclinaison du museau par rapport à l'horizontale.

La seule partie intéressante du crâne est la région ventrale antérieure (palais antérieur); elle permet de distinguer la plupart des espèces actuelles, à condition que les individus ne soient pas trop juvéniles et à condition de tenir compte de la variation due au régime alimentaire.

J'ai signalé (cf. Villiers, 1958, p. 205) l'élargissement des surfaces masticatrices et du bord inférieur du bec maxillaire chez les individus de type broyeur de *T. triunguis*. On trouvera dans Heude (1880) des variations similaires chez *T. sinensis*, et je pense qu'il en existe également chez *T. cartilagineus*.

Je décrirai successivement les échantillons que j'ai examinés (Fig. 67-68) et donnerai quelques indications, d'après la littérature, sur les espèces dont je n'ai pas obtenu de spécimens.

J'appelle (voir Fig. 67 d) *sillon palatin* la concavité médiane longitudinale du palais s'étendant entre la moitié du foramen intermaxillaire (for.imx) et, à l'arrière des choanes (cho), la partie postérieure des palatins (pal). Ce sillon est bordé de chaque côté par la partie ventrale des maxillaires (ma) supportant le bec corné et appelée surface triturante (sf.tr); le bec corné recouvre à l'extérieur (latéralement), le rebord ventral des maxillaires (bord inférieur du bec, b.i) et médialement vient plonger dans le sillon palatin; le lieu d'incurvation (ou bord latéral du sillon palatin) est généralement marqué d'une crête (cr.med) plus ou moins tuberculée et le bord médial du bec s'étend ou non jusque sur le bord latéral osseux de la choane et même un peu au-delà. Dans le sillon palatin antérieur (si.pal.a), les maxillaires se joignent en arrière du foramen intermaxillaire et en avant des choanes et éventuellement du vomer (vo); dans le sillon palatin postérieur (si.pal.p) s'ouvrent les choanes de part et d'autre du vomer. Éventuellement, ce dernier est prolongé en avant des choanes jusqu'au foramen intermaxillaire.

J'appelle : « L.cho » la longueur des choanes;
« L.for.imx » la longueur du foramen intermaxillaire;
« Dist.for.imx-cho » la distance entre le foramen intermaxillaire et les choanes;
« L.s.md » la longueur de la symphyse mandibulaire;
« L.orb » le diamètre longitudinal de l'orbite.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 6. — (Mesures en mm). Tableau des rapports de mesures du crâne de *T. triunguis* (%).

| | MNHN-AC 1944-281 juvénile | MNHN-H TTR 4 | BM 54-1-14-4 | MNHN-AC | | | % avec l'âge |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | 1972-79 | A 5227 | A 5242 | |
| Longueur crâne | 27,5 | 53 | 63 | 71 | 84 | 140 | |
| Largeur espace interorbitaire / Longueur crâne | 7,2 | 10,9 | 11,1 | 11,9 | 12,2 | 13,5 | augmente |
| Largeur espace interorbitaire / Longueur orbite | 28,5 | 50,4 | 53,8 | 60,7 | 68,6 | 82,6 | augmente |
| Longueur orbite / Longueur crâne | 25,4 | 21,6 | 20,6 | 19,7 | 17,8 | 16,4 | diminue |
| Longueur orbite / Largeur | 112,9 | 115 | 113 | 112 | 120 | 109 | à peu près constant |
| Longueur museau / Largeur | 85,3 | 95,6 | 88,6 | 90,3 | 86,4 | 91 | à peu près constant |
| Longueur museau / Longueur crâne | 40,3 | 41,5 | 41,2 | 39,4 | 38 | 38,5 | à peu près constant |
| Longueur arc postorbitaire / Longueur crâne | 5,8 | 3,7 | 6,3 | 7 | 5,3 | 5,7 | à peu près constant |
| Longueur choanes / Longueur museau | 22,5 | 21,8 | 15,3 | 17,8 | 18,7 | 14,8 | diminue dans l'ensemble |
| Longueur foramen intermaxillaire / Longueur museau | 31,5 | 37,2 | 34,6 | 31,4 | 28,1 | 27,7 | diminue juvénile exclu |
| Longueur symphyse mandibule / Longueur orbite | 71,4 | 95,6 | 103,8 | 114,2 | ? | 130,4 | augmente |
| Longueur symphyse mandibule / Longueur crâne | 18,1 | 20,7 | 21,4 | 22,5 | ? | 21,4 | à peu près constant ou augmente un peu |

Source : MNHN, Paris

On se reportera à Boulenger, 1889 et aux auteurs cités dans le texte pour la définition des espèces, les synonymies et les répartitions géographiques. J'ai résumé un certain nombre de caractères sur le tableau 5.

1°) *Trionyx cartilagineus* (Boddaert) ; Fig. 67 f et 68 f.

— Museau triangulaire (jeune) à trapézoïdal, modérément court et large ;
— L.cho supérieure à L.for.imx ; dist.for.imx-cho supérieure à L.cho (inférieure ou presque égale au double de cette distance).
— Sillon palatin relativement profond s'étrécissant régulièrement de l'arrière à l'avant (Fig. 68 f) ou un peu dilaté en avant des choanes (Fig. 67) ; bord médial de la surface triturante s'infléchissant doucement sans crête médiale très marquée dans la concavité du sillon ; bord médial du bec s'étendant jusqu'aux choanes.
— Symphyse mandibulaire avec une concavité médiane dans laquelle s'élève une crête sagittale nette, forte chez l'adulte ; L.s.md supérieure à inférieure à L.orb.

2°) *T. euphraticus* (Daudin) ; Fig. 67 a.

— Museau trapézoïdal trapu. Choanes et foramen intermaxillaire arrondis ;
— L.cho inférieure à L.for.imx ; dist.for.imx-cho inférieure à L.cho ;
— Sillon palatin profond et large, s'étrécissant régulièrement de l'arrière vers l'avant ; surface triturante s'infléchissant brusquement, avec une crête médiale marquée, dans la concavité du sillon ; bord médial du bec restant un peu éloigné du bord des choanes ;
— Vomer prolongé ventralement jusqu'au foramen intermaxillaire, les maxillaires tendant à se joindre et le recouvrant en partie ;
— Symphyse mandibulaire avec une crête sagittale fine imperceptible ;
— L.s.md inférieure à L.orb.

3°) Croupe *T. ferox* (Schneider) ; Fig. 68 a-c et Pl. VII fig. 1 et 2.

Les zoologistes ne sont pas tous d'accord pour les séparations entre espèces et sous-espèces d'Amérique de ce groupe. Je figure trois échantillons montrant trois morphologies palatines légèrement différentes mais dont je ne connais pas la valeur taxonomique et qui dans les collections figurent sous les noms de « *spiniferus emoryi* », « *ferox ferox* » et « *ferox spinifer* ».

Caractères communs justifiant l'emploi du nom de genre *Platypeltis* Fitzinger, 1835 :

« — Museau trapézoïdal étroit avec rebord antérieur des prémaxillaires incliné vers l'arrière. Orbites grandes, allongées, espace interorbitaire et arc postorbitaire étroits. Choanes et foramen intermaxillaire allongés, grands ; L.cho supérieure à L.for.imx ; dist.for.imx-cho inférieure ou presque égale à L.for. imx.

— Sillon palatin large et profond, s'étrécissant plus ou moins régulièrement de l'arrière vers l'avant ; bord médial de la surface triturante s'infléchissant brusquement, avec une crête marquée, dans la concavité du sillon palatin ; bord médial du bec atteignant le bord des choanes (ou le dépassant).
— Vomer prolongé ventralement jusqu'au foramen intermaxillaire ; éventuellement masqué en partie par la jonction des maxillaires.
— Symphyse mandibulaire généralement lisse et sans crête sagittale ; L.s.md inférieure à L.orb.

Différences :

— « *ferox ferox* » (Fig. 68 b) = *T. ferox* Schneider *sensu* Boulenger, 1889 ? Sillon palatin s'étrécissant modérément jusqu'à l'avant des choanes puis plus fortement jusqu'à l'avant ; il apparaît dilaté au niveau des choanes ; maxillaires recouvrant ventralement le vomer libre à l'avant et à l'arrière seulement. Museau relativement long (deux spécimens).
— « *spiniferus emoryi* » (Fig. 68 a) = *T. emoryi* (Agassiz) *sensu* Boulenger, 1889 ? Sillon palatin s'étrécissant modérément jusqu'à l'avant, ses bords étant presque parallèles jusqu'à leur convergence tout à fait antérieure ; il apparaît large tout au long par rapport aux autres spécimens.
— Museau relativement court, individu petit par rapport aux autres.

Source : MNHN, Paris

— « *spiniferus* » et « *ferox spinifer* » = *T. spiniferus* Lesueur *sensu* Boulenger, 1889 ? (Fig. 68 c). Sillon palatin s'étrécissant fortement de l'arrière à l'avant des choanes, puis modérément jusqu'à la convergence antérieure forte ; le sillon paraît resserré médianement par opposition aux deux autres exemples. Museau relativement long comme « *Ferox ferox* ». La mandibule de l'individu comporte une légère crête médiale postérieure surplombant une concavité à gauche seulement. D'après les figures de Gray, 1873 (Fig. 9 et 10), *T. spinifer* est relativement plus étroit au museau que *T. ferox*, ce que confirment les échantillons observés. Par cette étroitesse, *spinifer* se rapproche de *T. muticus* tandis que *T. ferox* se rapproche de *T. emoryi*.

4°) *T. formosus* Gray, *sensu* Boulenger, 1889 ; Fig. 68 h, i et Pl. VII fig. 5.

— Museau triangulaire court et large à la base. Foramen intermaxillaire petit et arrondi.
— L.cho supérieure à L.for.imx ; dist.for.imx-cho supérieure à L.cho mais pas double.
— Sillon palatin peu profond s'étrécissant régulièrement de l'arrière vers l'avant ; surface triturante s'infléchissant doucement, sans crête médiale, dans la concavité du sillon ; bord médial du bec atteignant ou dépassant le bord des choanes.
— Symphyse mandibulaire avec une concavité médiane dans laquelle s'élève une crête longitudinale nette et aiguë ; L.s.md inférieure à L.orb.

N. B. — Les échantillons examinés ressemblent beaucoup à ceux de *cartilagineus* et s'en distinguent par le museau plus court, la forme arrondie du foramen intermaxillaire, l'atténuation de la profondeur du sillon palatin ; cette espèce est également proche de *T. leithii* dont elle se distingue par sa crête mandibulaire symphysaire et, comme de *cartilagineus*, par le museau plus court, l'arrondi du foramen intermaxillaire et l'atténuation du sillon palatin, particulièrement profond et moins étréci antérieurement chez *leithii*. La figure 191 de Wermuth et Mertens 1961 représente l'espèce *T. hurum* Gray (*sensu* Boulenger, 1889) et non *T. formosus* Gray, 1869 (*sensu* Boulenger). Il existe un problème pour ces deux espèces dont les types ont été fondés sur des jeunes dont le squeletten'a pas été dégagé ; mais d'autre part chez le jeune individu, dont le disque dorsal présente des ocelles (cas de *hurum* et de *formosus*) les traits de l'adulte ne sont pas encore bien délimités dans le crâne encore cartilagineux.

5°) *T. gangeticus* Cuvier ; Fig. 67 d et Cuvier 1824 ; *Oss. Foss.*, Atlas, éd. 1824 (*Trionyx*) et éd. 1825 (*Trionyx* du Gange), t. 5, 2e partie, Fig. 5 à 9 ; éd. 1836 (*Trionyx* du Gange), Atlas, t. 2, Pl. 239, Fig. 5 à 9.

Face ventrale du spécimen figuré de Cuvier 1824-1836, MNHN, AC, 1887-838. Provenance : Bengale, Gange ; Fig. 7 de Cuvier.

— Museau trapézoïdal, court et large à la base.
— L.cho inférieure à L.for.imx ; dist.for.imx-cho supérieure à L.cho (spécimen figuré de Cuvier) ou supérieure à L.for.imx (Fig. 67 d).
— Sillon palatin profond et large jusqu'à l'avant, à bords presque parallèles jusqu'à mi-longueur du foramen intermaxillaire où ils convergent ; bord médial de la surface triturante s'infléchissant brusquement avec une crête médiale marquée, dans la concavité du sillon ; bord médial du bec atteignant à peine ou pas les choanes.
— Vomer un peu prolongé ventralement entre les maxillaires en avant des choanes mais restant éloigné du foramen intermaxillaire.
— Symphyse mandibulaire avec une crête triangulaire postérieure séparant deux petites cavités ; L.s.md inférieure à L.orb.

N. B. — Dans sa description de l'espèce (1824, p. 222 (2), *T. gangeticus* Duvaucel (sic)), Cuvier ne parle pas d'ocelles présents sur la peau de la carapace du jeune, car il décrit un adulte. Dans la littérature et notamment dans Annandale (1912) leur absence est précisée pour cette espèce. La figure 192 de Wermuth et Mertens, 1961, représente un jeune *T. gangeticus* à ocelles ; il conviendrait de vérifier à quelle espèce il appartient.

6°) *T. hurum* Gray *sensu* Boulenger, 1889 ; Fig. 67 e[1] et Pl. VII fig. 6.
— Museau triangulaire. Orbites écartées. Foramen intermaxillaire rond.
— L.cho supérieure à L.for.imx ; dist.for.imx-cho supérieure au double de L.cho.

1. Échantillon figuré par Gray, 1873, fig. 2 (*Nilssonia formosa*) et Wermuth et Mertens, fig. 191 (*T. formosus*).

Source : MNHN, Paris

— Sillon palatin peu accusé; ses bords convergent jusqu'à mi-distance choanes-foramen intermaxillaire puis divergent jusque vers l'avant du foramen où ils convergent à nouveau; médialement toute la surface triturante s'infléchit doucement, sans crête médiale, dans le sillon palatin si peu profond, de ce fait, en avant des choanes que les deux surfaces se trouvent au niveau du fond du sillon; bord médial du bec dépassant le bord des choanes.

— Symphyse mandibulaire avec un sillon longitudinal médian; L.s.md supérieure à L.orb.

N. B. — On a déjà signalé le problème qui se pose pour cette espèce comme pour *T. formosus*, du fait que le type est un jeune dont on ne connaît pas le crâne sec; j'ai examiné quelques échantillons juvéniles de *T. hurum* conservés dans l'alcool, et correspondant tout à fait à la description originale de Gray par les taches claires de la tête et la morphologie des taches réticulées de son disque dorsal à 4 ocelles (voir Wermuth et Mertens, 1961, Fig. 193); la face palatine du spécimen MNHN, H, n° 533-1 de la galerie de Zoologie a été dégagé, mais l'état semi-cartilagineux du crâne fait que l'on ne reconnaît pas encore les traits définitifs de l'adulte et la distinction *hurum-formosus* par le crâne du jeune n'est pas possible; la mandibule porte une crête longitudinale très fine mais nette dans un sillon médian, comme s'il s'agissait d'un jeune *formosus*, à l'inverse de l'adulte de *hurum*.

7°) *T. leithii* Gray; Fig. 68 e et 68 g (syntype Gray 1873, Fig. 3).

— Museau triangulaire modérément court et large, comme *cartilagineus* encore jeune.

— L.cho supérieure à L.for.imx (syntype adulte), inférieure à presque égale (jeune); dist.for.imx-cho supérieure à L.cho mais pas double.

— Sillon palatin profond, dont les bords convergent très modérément et sont presque parallèles en avant des choanes, avant de converger fortement au foramen intermaxillaire; surface triturante s'infléchissant doucement dans la concavité du sillon, sans crête médiale très marquée; bord médial du bec limitant les choanes.

— Symphyse mandibulaire avec une très légère concavité et une très fine crête longitudinale médiane; L.s.md inférieure ou égale à L.orb.

N. B. — J'ai signalé à propos de *T. formosus* la ressemblance de *cartilagineus* et de *leithii* et leur distinction. Il arrive que de très grands *cartilagineus* aient leur sillon palatin dilaté en avant des choanes, ce qui rappelle le sillon palatin antérieur relativement large de *leithii*; mais aucun spécimen de *leithii* n'est connu par d'aussi grandes dimensions du crâne. Les deux espèces, si différentes par la carapace, sont toutefois proches par le crâne.

8°) *T. muticus* Lesueur; Gray, 1873, Fig. 11 (*Callinia microcephala*).

Je n'ai pu observer aucun crâne sec de cette espèce. La figure de Gray, à laquelle on peut se fier d'après la fidélité des autres dessins représentant les spécimens du British Museum que j'ai eu en main (*hurum*, *leithii*, *cartilagineus*), permet de se représenter les traits principaux de l'espèce.

Espèce se distinguant du groupe *ferox*, et plus particulièrement de l'espèce *spinifer*, par l'étroitesse de son museau pointu, par l'importance du recouvrement du foramen intermaxillaire par le bec corné et par l'étroitesse de sa symphyse mandibulaire dont la longueur est à peine inférieure à celle du diamètre longitudinal de l'orbite.

Rappel des caractères communs avec le groupe *ferox* :

— Orbites grandes et allongées, espace interorbitaire et arc postorbitaire étroits, choanes et foramen intermaxillaire grands et allongés, les premières plus longues que le second; dist.for.imx-cho inférieure à L.for.imx.

— Vomer apparaissant ventralement jusqu'au foramen mais masqué en partie médianement par les maxillaires; bords du sillon palatin convergeant régulièrement jusqu'au foramen intermaxillaire, comme chez *T. spinifer* mais plus fortement encore, le bec corné recouvrant la plus grande partie dudit foramen.

9°) *T. nigricans* Anderson; mandibule figurée par Annandale, 1912.

Il existe un spécimen portant ce nom au British Museum (1929-12-25-1), que je n'ai pas obtenu en prêt et que j'ai observé à une époque où je ne savais pas encore quels traits du crâne étaient importants. Or cette espèce n'a pas été figurée dans la littérature par son crâne sec et je n'ai que quelques données sur elles, d'après principalement Annandale 1912 et Smith, 1931.

Sous réserve : L.cho supérieure à L.for.imx; dist.for.imx-cho environ deux fois supérieure à L.cho (donc plus grande que chez *formosus*).

Source : MNHN, Paris

— Morphologie du sillon inconnue : Annandale dit que l'espèce est très proche de *T. phayrei* (= *T. cartilagineus*) dans la structure du crâne et de la mandibule.

— Symphyse mandibulaire avec une concavité dans laquelle s'élève une forte crête sagittale (comme chez *formosus* et *cartilagineus*) ; L.s.md un peu plus longue que l'orbite, *fide* Annandale.

10°) *T. sinensis* Wiegmann ; Fig. 67 c (voir Heude, 1880).

— Museau triangulaire long et étroit. Choanes et foramen intermaxillaire petits.

— L.cho très inférieure à L.for.imx ; dist.for.imx-cho supérieure à L.for.imx (double ou presque double).

— Sillon palatin très peu profond ; ses bords convergent à peu près jusqu'au quart postérieur de la distance choanes-foramen, puis divergent jusqu'au foramen où ils convergent à nouveau fortement ; les surfaces triturantes s'infléchissent très progressivement, sans crête médiale, dans le sillon palatin très atténué ; dans sa majeure partie, vers l'arrière, le fond du sillon est presque au même niveau que les surfaces triturantes ; le bord médial du bec recouvre le bord des choanes. Vomer très étroit.

— Symphyse mandibulaire lisse ; L.s.md nettement supérieur à L.orb.

11°) *T. steindachneri* Siebenrock ; Pl. 44, Bourret, 1941.

Je n'ai examiné aucun crâne de cette espèce dont je ne connais que les descriptions de Siebenrock, 1906-1907 (sans figures du crâne sec) et de Bourret (dont les figures sont passables).

— L.cho supérieure à L.for.imx ; dist.for.imx-cho supérieure à L.cho.

— Sillon palatin : d'après la figure de Bourret, ses bords convergeraient au long des choanes puis seraient parallèles jusqu'au foramen intermaxillaire ; sa profondeur n'est pas donnée ; bord médial du bec limitant les choanes.

— Symphyse mandibulaire lisse sans crête ni sillon ; d'après Siebenrock, 1906 pour une toute jeune femelle, sa longueur est supérieure « à la mesure transversale de l'orbite » et, d'après Bourret, « plus courte que le diamètre de l'orbite », pour un animal adulte de 240 mm de longueur de carapace, la bordure de peau du disque dorsal comprise.

Pour Siebenrock 1907, cette espèce est intermédiaire entre *cartilagineus* et *sinensis* ; d'après les éléments reportés ici et dans le tableau 5, je pense que c'est très vraisemblable, quoiqu'il semble que *steindachneri* soit plus proche de *cartilagineus* que de *sinensis*.

12°) *T. subplanus* Geoffroy ; Fig. 68 d.

— Museau triangulaire mais étréci antérieurement ; orbites grandes, arc postorbitaire très étroit, espace interorbitaire étroit ; choanes grandes, allongées. L.cho supérieure à L.for.imx ; dist.for.imx-cho presqu'égale à L.for.imx.

— Sillon palatin relativement profond. Sa partie antérieure comportant une concavité ovale entre le vomer et le milieu du foramen ; surfaces triturantes s'infléchissant brusquement à l'avant, avec une crête médiale nette, et doucement vers l'arrière, les crêtes médiales s'émoussant ; les deux crêtes convergent jusqu'à l'avant des choanes puis sont presque parallèles avant de converger au foramen intermaxillaire ; entre la concavité ovale du sillon palatin antérieur et la crête médiale, juste en avant de chaque choane, il y a un petit pan triangulaire situé dans un plan oblique ; bord médial du bec recouvrant le bord latéral des choanes.

— Symphyse mandibulaire lisse. L.s.md inférieure à L.orb.

13°) *T. swinhoei* Gray ; voir Heude, 1880 : *Yuen maculatus*, Pl. I.

Cette espèce est confondue par erreur avec *T. sinensis* dans le livre de Wermuth et Mertens, 1961. Elle a été figurée par Heude, 1880, sous le nom de *Yuen* qui correspond tout à fait à la description originale de Gray, 1873. La figure de Heude comporte le crâne avec le bec corné, ce qui ne permet pas de préciser la longueur du foramen intermaxillaire par rapport aux choanes, mais elle ne peut excéder de beaucoup la longueur de celles-ci. Heude compare et rapproche *Yuen* et *Rafetus* (*T. euphraticus*), ce que confirment Boulenger, 1889, Siebenrock, 1909 et moi-même, aussi bien pour la carapace dorsale et le plastron que pour le crâne :

Source : MNHN, Paris

— Museau trapézoïdal trapu. Choanes et foramen intermaxillaire arrondis et grands ; bord antérieur des prémaxillaires incliné vers l'arrière.

— L.cho égale ou un peu inférieure à L.for.imx ; dist.for.imx-cho courte, inférieure à L.cho.

— Sillon palatin large et profond, ses bords convergents vers l'avant ; surfaces triturantes s'infléchissant brusquement dans le sillon avec une crête médiale nette ; bord médial du bec atteignant le bord des choanes.

— Vomer prolongé jusqu'au foramen intermaxillaire ventralement.

— Symphyse mandibulaire courte (probablement presque égale à la longueur orbitaire) ; crête symphysaire sagittale ; Heude parle d'un renflement linéaire sagittal médian.

14°) *T. triunguis* Forskål ; Fig. 67 b et Pl. VII fig. 3 et 4. Voir Loveridge et Williams, 1957, fig. 52, un grand individu de type broyeur.

— Museau triangulaire relativement long à choanes petites par rapport au foramen intermaxillaire.

— L.cho nettement inférieure à L.for.imx ; dist.for.imx-cho supérieure à L.for.imx mais pas double.

— Sillon palatin modérément profond (peu chez le jeune), à section transversale tectiforme ou subtectiforme, ses bords convergeant de l'arrière jusqu'en avant des choanes puis presque parallèles jusqu'au milieu du foramen intermaxillaire ; surface triturante s'infléchissant brusquement avec une crête médiale nette, dans la concavité du sillon ; bord médial du bec nettement éloigné du bord latéral des choanes.

— Vomer étroit entre les choanes.

— Symphyse mandibulaire lisse (Gray, 1873, fig. 1, « *Fordia africana* », représente un crâne et sa mandibule : celle-ci comporte un fin sillon symphysaire bordé à gauche par une arête longitudinale) ; L.s.md inférieure ou supérieure (chez l'adulte) à L.orb.

5. — RÉSULTATS ET TABLEAU RÉCAPITULATIF (tableau 5).

D'après cette enquête sur les espèces de *Trionyx*, il y a différentes façons de les regrouper suivant l'importance qu'on attribue aux caractères. Sur le tableau 5, j'ai rassemblé les caractères du crâne et ceux de la carapace. Ce tableau ne peut rendre compte exactement des relations entre les espèces parce qu'il ne comporte pas tous les caractères susceptibles d'être importants en systématique, ni toutes les précisions concernant ceux qui sont donnés ; en outre il ne fait pas la part des caractères qui ont été acquis, conservés ou perdus parallèlement à partir du type primitif. Mais il peut nous mettre sur la voie des relations entre espèces.

Loveridge et Williams (1957, fig. 50) ont établi un dendrogramme des relations entre espèces actuelles à partir de quelques caractères d'une part, de leur répartition dans le monde et de leur évolution présumée au Nord et au Sud de l'ancienne Tethys d'autre part. Les regroupements que j'établis d'après les caractères anatomiques m'amènent à suivre ces auteurs dans la plupart de leurs regroupements.

GROUPE 1) : *Trionyx triunguis*.

GROUPE 2) : Groupe indoasiatique avec :

a) *gangeticus*, *leithii*, *hurum* et *nigricans* ;

b) *formosus* et *cartilagineus* ;

c) *subplanus*.

GROUPE 3) : Groupe des espèces américaines ;

GROUPE 4) : Groupe *euphraticus* et *swinhoei*.

Les deux derniers groupes manifestent beaucoup de points communs et, pour Loveridge et Williams, la réduction des pleurales 8 est « typique ». Deux espèces, *sinensis* et *steindachneri*, posent pour moi un problème : ces deux espèces sont-elles liées originellement et tout à fait séparées du groupe indoasiatique ? l'espèce *sinensis* est-elle reliée, même très anciennement, à l'espèce *triunguis*, comme

Source : MNHN, Paris

le veut le dendrogramme des deux auteurs cités? Il est trop tôt pour répondre au sujet de *steindachneri*, mal connue. En ce qui concerne *sinensis* et *triunguis*, il y a peu de relations positives : les seuls caractères communs et particuliers aux deux espèces sont la petitesse des deux choanes par rapport au foramen intermaxillaire, les éléments étant de dimensions modérées par rapport au palais, et l'étroitesse du vomer. En revanche, il y a une certaine ressemblance entre *hurum* et *sinensis* dans les contours et la profondeur du sillon palatin ; d'autre part *sinensis* et *steindachneri* sont les seules espèces « Nord Tethys » de Loveridge et Williams à avoir des branches préplastrales antérieures plus longues que les postérieures comme toutes les espèces du groupe indoasiatique 2 : parallélisme? apparentement de *sinensis* à ce groupe? Enfin, on ne sait pas si la symphyse mandibulaire est lisse primitivement ou secondairement.

D'autre part la ressemblance entre les palais de *gangeticus* et *euphraticus* (Fig. 67 a et 67 d) fait qu'on peut soupçonner une relation entre ces deux espèces, certes très lointaine puisque *gangeticus* a gardé une préneurale, que ses pleurales 8 sont importantes et qu'elle a développé ses branches antérieures préplastrales, contrairement à *euphraticus*. Aucune relation satisfaisante entre les groupes ne peut être établie par l'anatomie comparée des espèces actuelles. Il faut absolument trouver des formes fossiles intermédiaires pour déterminer le point de départ des groupes.

## II. — DONNÉES DE LA PALÉONTOLOGIE

Grâce à l'étude des fossiles on peut remonter à l'origine des lignées d'un certain nombre d'espèces actuelles mais on ne peut établir celle de tous les groupes ; les espèces américaines, l'espèce *triunguis* et l'espèce *euphraticus* paraissant ainsi être l'aboutissement de lignées distinctes depuis si longtemps que la subdivision (sinon la division) du genre *Trionyx s. l.* s'impose.

### A. Rappel des subdivisions de *Trionyx*.

En paléontologie (comme en néontologie), un certain nombre de noms ont été créés, qui ont été employés suivant les auteurs comme noms de genres ou de sous-genres. Hay (1908) coordonne à sa façon l'emploi de ces noms ; il a été suivi par Hummel (1929, 1932) puis par de nombreux paléontologues ; ses définitions des genres, ayant une espèce-type actuelle, sont les suivantes (en résumé et en ajoutant les dates de création des genres) :

1) *Aspideretes* Hay, 1903, espèce-type *gangeticus* Cuvier : 8 paires de pleurales, une préneurale.

2) *Amyda* Oken (sic), 1816[1], « espèce-type *euphraticus* Daudin » (sic) : 8 paires de pleurales, pas de préneurale.

3) *Platypeltis* Fitzinger, 1835, espèce-type *ferox* Schneider : 7 paires de pleurales, pas de préneurales.

À côté de ces trois genres de Trionychidae, Hay distingue quatre autres genres : *Axestemys* Hay, 1899, *nom. subst.* Hay, 1899, p. 348 (voir Hay, 1902), *pro Axestus* Cope préemployé, espèce-type *Axestus byssinus* Cope, 1872 ; *Conchochelys* Hay, 1905, espèce-type *C. admirabilis* Hay, 1905 ; *Helopanoplia* Hay, 1908, espèce-type *H. distincta* Hay, 1908 ; *Temnotrionyx*, espèce-type *T. manducans* Hay, 1908.

Aucune des espèces-types n'est suffisamment étayée pour que ces genres puissent être retenus, du moins pour le moment, car il est possible qu'*Axestemys* et *Conchochelys* soient synonymes et que

1. On a déjà parlé de la controverse à propos d'*Amyda* : 1) suivant la décision de la commission de nomenclature internationale (Hemming *in* Conant et Goin, 1948) on aurait : *Amyda* (Schweigger M. S.) Geoffroy, 1809, espèce-type *Javanica* Geoffroy, 1809, c'est-à-dire *cartilaginea* Boddaert, 1770 ; 2) suivant l'opinion de Loveridge et Williams on aurait : *Amyda* Fitzinger, 1835, espèce-type *subplanus* Geoffroy, 1809. Quelle que soit la vérité, rappelons que l'inconvénient de l'application de la décision de la commission est le transfert du nom de genre *Trionyx* Geoffroy, 1809 à la tortue connue sous le nom de *Lissemys* Smith, 1931, d'où les confusions interminables possibles. Voir également Loveridge et Williams, 1957, p. 422. Signalons que pour Hay, 1908, *Trionyx* = *Emyda* Gray, donc *Lissemys*.

Source : MNHN, Paris

l'un d'eux, redéfini, reprenne la place d'un genre créé ultérieurement et peut-être également synonyme des deux précédents : *Palaeotrionyx* (voir ci-dessous).

Hay distingue en outre une famille de Plastomenidae Hay, fossile, réduite au seul genre *Plastomenus* Cope, 1873 a, dont l'espèce-type est *Trionyx thomasi* Cope, 1872 ; ce genre est défini par son plastron (à région préplastrale inconnue), massif, sans fontanelles médiales, et par sa carapace dorsale à préneurale et à 8 à 9 paires de pleurales.

Depuis Hay, deux autres genres de Trionychidae ont été créés en même temps que les espèces-types : *Palaeotrionyx quinni* Schmidt, 1945 et *Eurycephalochelys fowleri* Moody et Walker, 1970.

À côté de *Trionyx*, seuls les noms d'*Aspideretes*, *Amyda*, *Platypeltis* et *Plastomenus* sont couramment utilisés en paléontologie, suivant les diagnoses données par Hay (1908). Or si l'on examine les formes fossiles des différentes régions du monde dès leur apparition, on se rend compte que ces « genres », tels qu'ils ont été définis par Hay, ne représentent que des stades d'évolution masquant les affinités réelles des fossiles. Il apparaît qu'à l'origine (Crétacé supérieur) tous les Trionychidae avaient une préneurale (cela a d'ailleurs été vu par Hay lui-même) et 8 paires de pleurales ; mais je suis persuadée que les espèces américaines fossiles placées pour cette raison dans le genre *Aspideretes*, telles que *puercensis* d'une part et *singularis* d'autre part n'appartiennent pas à la lignée de l'actuelle *gangeticus*, espèce-type d'*Aspideretes*, pas plus que l'espèce *mira* (8 pleurales et pas de préneurale) placée par Hay dans le genre *Amyda* n'appartient à la lignée de l'espèce actuelle *euphraticus* (espèce-type d'*Amyda* selon l'opinion erronée de Hay) ou de l'espèce *triunguis* (« modèle » d'*Amyda* pour bien des auteurs qui pourtant se réfèrent à *T. euphraticus* comme espèce-type !)

## B. Examen des formes fossiles.

1. — AMÉRIQUE DU NORD.

(D'après la littérature ; voir Kuhn, 1964 pour la liste des espèces de *Trionyx* et la bibliographie).

a. — *Carapace.*

Au *Crétacé supérieur*, on a des « espèces » (réduites à un individu généralement) grandes ou petites. Chaque fois que la carapace est suffisamment conservée, une préneurale est présente. Dans la majorité des cas, la 8e paire de pleurales est particulièrement réduite, en longueur ou en largeur, par rapport à la 7e paire, et aucune forme n'a 7 paires de pleurales.

Au Paléocène : la majorité des « espèces » a une préneurale, et la majorité des spécimens a des pleurales 8 non réduites ; chez quelques spécimens les pleurales 8 sont très réduites (« *Aspideretes* » *reesidei* Cilmore, 1919, Puerco, San Juan County) et quelques-uns ont 7 paires de pleurales (« *Aspideretes* » *sagatus*, Puerco San Juan County).

Quelques spécimens n'ont pas de préneurale ; l'un a des pleurales 8 très petites : « *Amyda* » *eloisae*, Cilmore, 1919, Puerco San Juan County), deux autres n'ont que 7 paires de pleurales (dont *Platypeltis sternbergi* Wiman, 1935, mêmes niveaux et région).

À l'Eocène jusqu'au Bridger C : autant sinon plus (spécimens douteux) de spécimens sans prénеurale qu'à prénеurale ; la tendance à la disparition des pleurales s'affirme ; on a plus de formes à 7 paires de pleurales ou à pleurales 8 très réduites que de formes à pleurales 8 grandes. Mais cette époque est marquée par la présence des spécimens de *Plastomenus thomasi* (qui ont reçu des noms variés : *visendus*, *tantillus*, *oedemius*, *molopinus*), du Bridger B du Wyoming, à prénеurale et à pleurales 8 très grandes par rapport aux 7e. À partir de l'Eocène on trouve de plus en plus de formes de tailles modérées, quoique souvent grandes par rapport aux espèces actuelles d'Amérique.

À partir de l'Eocène supérieur, Bridger C ; il n'y a plus de spécimens à prénеurale. Les pleurales 8 sont inférieures aux pleurales 7 généralement, dans un cas (Uinta) au moins en largeur sinon en longueur, et il y a autant de formes à 7 pleurales.

Il y a d'ailleurs peu de spécimens à partir du Bridger D ; un par division stratigraphique, la grande époque de *Trionyx* étant passée. C'est à l'Oligocène (Chadron) que l'on trouve la dernière « espèce »

Source : MNHN, Paris

fossile à pleurales 8. À présent on trouve tout à fait occasionnellement des individus à 8 paires de pleurales, variation individuelle du type à 7 paires de pleurales; on peut donc dire qu'en Amérique, quel que soit le nombre de genres distincts (2 à 3 formes à l'origine, une seule maintenant), la carapace a d'abord été caractérisée par la présence de huit paires de pleurales (dont la dernière pas typiquement bien développée ni particulièrement courte, « réduite ») et une préneurale; que cette carapace a évolué dans le sens de la disparition de la préneurale et de la disparition des pleurales 8, sauf un « accident » en sens inverse dans le cas de *Plastomenus thomasi*.

b. — *Plastron.*

En regard de l'évolution des carapaces dorsales, le plastron a peu changé. À l'origine, chez les grandes formes, on a des plastrons à callosités peu développées (nombreux « *Aspideretes* », « *Axestemys* ») à côté de formes à callosités bien développées et hypoxiphiplastrons massifs. C'est au Bridger B que l'on trouve les plus beaux plastrons complets, massifs comme ceux de *Carettochelys*, dans le groupe *Plastomenus thomasi*; remarquons que nous n'en connaissons pas les préplastrons, probablement peu recouverts de callosités, donc fragiles.

Chaque fois qu'un de ces plastrons est complet à l'avant, il est construit sur un seul modèle : branches antérieures préplastrales courtes par rapport aux postérieures et écartées l'une de l'autre; en général les apophyses médiales hypoplastrales sont nettement séparées en deux lots; exception : « *Amyda* » *franciscae*, Bridger B du Wyoming (pas de préneurale, pleurales 8 très petites), qui a plutôt une bordure continue d'apophyses comme chez l'espèce actuelle d'Afrique *T. triunquis*. Le modèle primitif s'est donc maintenu, jusqu'à présent, ne variant que par des détails tels que la longueur des branches antérieures plus ou moins courtes, l'écart entre elles plus ou moins fort, le plastron plus ou moins massif, quoique dans la majorité des cas assez ossifié; actuellement les branches antérieures sont particulièrement courtes et écartées, et le plastron des espèces américaines a tendance à être plus massif que chez d'autres espèces de l'Ancien Monde; particulièrement chez l'espèce américaine *muticus*, où il peut être presque aussi massif que chez *Plastomenus*.

c. — *Crâne.*

Les crânes de *Trionyx* fossiles sont peu nombreux et mal étudiés; aussi ne nous permettent-ils pas encore de savoir combien de genres ont été présents en Amérique du Nord dans le passé.

1°) « *Aspideretes* » *allani* Gilmore, 1923, Crétacé supérieur (Belly River Formation) de l'Alberta (Canada) : crâne non figuré, ni décrit. Carapace conforme à « *Aspideretes* » par la présence de la préneurale et des huit paires de pleurales, ce qui n'est pas étonnant à l'époque.

2°) *Conchochelys admirabilis* Hay, 1907, Paléocène, Puerco Formation, San Juan County, Nouveau Mexique; en très mauvais état, il n'est pas facile à déterminer mais ne paraît pas appartenir au type morphologique de *Platypeltis*; par le contour du museau large et arrondi, la position et les dimensions de ses orbites et choanes, il rappelle *Eurycephalochelys fowleri* du Cuisien d'Angleterre et le reste de crâne provenant du Sparnacien de Leval (Belgique) accompagnant la carapace de *Trionyx « levalensis »* Dollo (*nomen nudum*), et rapporté ici à *Palaeotrionyx aff. vittatus* (voir p. 154). Ce crâne devra être réétudié dans cette optique.

3°) « *Aspideretes* » *singularis* Hay, 1908, Paléocène, Torrejon Formation; San Juan County, Nouveau Mexique; assez grande carapace à pleurales 8 non particulièrement réduites, à préneurale; plastron du type morphologique *Platypeltis* qui est en fait le type primitif mondial, à callosités peu développées. Le crâne n'est pas dégagé en face ventrale, masquée par la mandibule et l'hyoïde; mandibule à symphyse courte par rapport aux orbites, grandes choanes dans un sillon palatin profond et large; le museau paraît court et les orbites petites par rapport à *Platypeltis*. Ce crâne n'est pas assez dégagé pour pouvoir être placé dans une lignée; je ne sais pas s'il est séparé de la lignée *Platypeltis* ou s'il en est un représentant primitif, ce que je présume d'après la forme trapézoïdale relativement étroite du museau.

Source : MNHN, Paris

4°) Crânes de l'Eocène moyen (Bridger B) du Wyoming.

« *Amyda* » *mira* Hay, 1908 = *Platypeltis mirus* (pour moi).

Certainement l'ancêtre de *Platypeltis ferox*. Carapace avec encore une huitième paire de pleurales mais réduites, plus de préneurale ; plastron incomplet antérieurement, conforme des hyoplastrons aux xiphiplastrons au type primitif qui est aussi celui de *Platypeltis*.

Crâne typiquement conforme à *Platypeltis* : grandes orbites, espace interorbitaire étroit et arc postorbitaire court, museau trapézoïdal étroit, prémaxillaire incliné vers l'arrière et vers le bas ; vomer apparaissant ventralement entre foramen intermaxillaire et choanes, lesquelles sont grandes et allongées et plus grandes que le foramen, long lui aussi ; distance entre foramen et choanes égale à la longueur du foramen ; sillon palatin large et profond ; crête médiale de la surface triturante nette ; bord médial du bec ne touchant pas les choanes.

Cet exemple est typique de l'erreur que l'on a pu commettre en déterminant le genre des fossiles uniquement d'après le nombre de pleurales et la présence ou l'absence de la prénеurale ; Hay (1903) dit lui-même que le crâne et le plastron ressemblent beaucoup à ceux de *Platypeltis ferox* et cependant, du fait de la présence des pleurales 8, il place l'espèce dans le genre « *Amyda* » ; or pour Hay l'erreur est excusable car l'espèce-type d'*Amyda* est, selon lui, l'espèce *euphraticus* : on a vu (Fig. 67a, 68a et tabl. 5) que celle-ci est justement le représentant d'un genre qui a beaucoup de points communs avec les espèces américaines : la lignée asiatique d'*euphraticus* et celle de *Platypeltis* ont évolué indépendamment à partir du même type primitif dont elles ont gardé de nombreux traits, mais la première a conservé des pleurales 8 tandis que la seconde les a progressivement perdues : à l'Eocène, la régression n'était pas encore totale chez *Platypeltis* et les deux lignées étaient encore morphologiquement proches ; seule la morphologie du crâne prouve leur distinction.

« *Amyda ?* » *tritor* Hay.

Crâne seul. Différent du précédent dont il est certainement spécifiquement distinct.

Traits conformes à *Platypeltis* : museau trapézoïdal, sillon palatin large et profond, crête médiale marquée, vomer apparaissant ventralement derrière le foramen intermaxillaire ; *bord médial du bec touchant les choanes, lesquelles sont plus grandes que le foramen intermaxillaire.*

De ces caractères les premiers sont communs aussi bien à *Platypeltis* qu'à *Trionyx euphraticus*, et les derniers en italique sont communs avec *Platypeltis* seulement.

Traits différents de *Platypeltis* : crâne large et court, à orbites relativement grandes étant donné la brièveté du museau, mais très écartées, et arc postorbitaire pas notablement court. *Distance entre le foramen et les choanes un peu supérieure à la longueur des choanes, lesquelles sont, de même que le foramen, relativement petites par rapport au museau.*

Les deux derniers caractères en italique ne sont pas non plus présents chez *T. euphraticus* et en fait ce crâne est différent de tous les groupes actuels ; c'est encore de *Platypeltis* qu'il est le plus proche : même s'il n'est pas dans l'ascendance directe de *P. ferox*, contrairement à « *Amyda* » *mira*, il doit faire partie d'un même groupe, issu d'une forme qui a d'autre part engendré *T. euphraticus*.

*Temnotrionyx manducans*.

Reste de maxillaire franchement indéterminable.

« *Plastomenus* » *thomasi :* crâne non connu en face ventrale.

Traits conformes à *Platypeltis* : museau trapézoïdal étroit, orbites grandes, espace interorbitaire étroit et arc postorbitaire court. Ce crâne, par son étroitesse et par la longueur de la symphyse mandibulaire fait plus penser à *Trionyx muticus* qu'à *Trionyx ferox* ; or, son plastron est très massif (comme chez *Carettochelys*) et comme l'est un peu celui de *T. muticus* : il conviendrait de dégager la face ventrale du crâne et de voir s'il s'écarte alors du type « *Platypeltis* » pour constituer un genre particulier, *Plastomenus*, distinct du genre *Platypeltis* : c'est un point capital et tant qu'il n'aura pas été éclairci, *Plastomenus* est mal défini et la famille des Plastomenidae inacceptable ; il est possible que *Plastomenus* ne soit qu'un sous-genre du genre *Platypeltis*. Les espèces placées dans le genre *Plastomenus* sont douteuses : on ne saurait s'appuyer sur la prénеurale, encore fréquente à l'Eocène, pour définir le

Source : MNHN, Paris

« genre ». On peut considérer que toutes les « espèces » du Wyoming appartiennent à la seule espèce *thomasi* (*visendus*, *tantillus*, *oedemius*, *molopinus*), caractérisée par les dimensions des pleurales 8 excédant celles des pleurales 9 et, dans un cas, par la présence d'une neuvième paire de pleurales.

Si l'on considère que la massivité du plastron et l'absence de fontanelles à partir des épiplastrons (entoplastron des auteurs) est caractéristique du genre celui-ci est préexistant à l'espèce *thomasi* et comporte, outre celle-ci, les spécimens appelés : 1°) *Plastomenus acupictus* (Torrejon moyen), 2°) *Plastomenus* sp., *in* Wiman, 1933 (Paléocène), 3°) *Plastomenus robustus* du Crétacé supérieur (Kirtland), tous trois du Nouveau Mexique, et peut-être *Plastomenus costatus* (Judith River, Crétacé supérieur); en outre, on pourra admettre la présence du genre en Asie avec *Plastomenus mlynarskii* Čkhikvadze, 1970. Mais il est possible que le caractère massif des plastrons de ces « espèces » ne signifie pas leur appartenance à un même genre et qu'il soit l'expression d'une potentialité que *Plastomenus thomasi* aurait révélée au maximum : c'est là que l'examen du crâne de cette espèce est vivement attendu.

d. — *Conclusion.*

Ainsi donc, parmi les formes américaines : on trouve une « lignée » *Platypeltis* très ancienne avec éventuellement des rameaux adjacents issus avant l'établissement définitif du type actuel : espèce *tritor* d'une part, *thomasi* d'autre part. Je pense qu'il existe en outre une forme plus ancienne et primitive qui est certainement issue du même stock originel mais dont les relations précises avec *Platypeltis* ne peuvent encore être définies, faute de crânes : il s'agit du genre *Palaeotrionyx*, que l'on a mentionné p. 138 et à propos de *Conchochelys*, p. 139 ; *Palaeotrionyx quinni*, Schmidt, 1945 du Paléocène de Colorado est fondé sur une carapace dorsale de 700 mm de longueur, ce qui est beaucoup mais pas exceptionnel chez les *Trionyx*, laquelle comporte huit paires de pleurales, la huitième relativement petite, et une préneurale.

Malgré ses grandes dimensions, la carapace a gardé des caractères juvéniles : fontanelles entre la nuchale et les pleurales 1, à côté de la préneurale ; côtes dépassant largement des pleurales ; callosités décorées peu développées malgré l'épaisseur des os.

Il se trouve qu'en France et en Belgique au Paléocène et au Sparnacien-Cuisien on rencontre également de grandes carapaces de Trionychidae ayant les mêmes caractéristiques, telle l'espèce *vittatus* Pomel en France. Ces carapaces sont parfois accompagnées de restes de crâne (à Leval, Paléocène ou Sparnacien inférieur de Belgique) ou de mandibule (à Avenay, Sparnacien de France), qui montrent leur appartenance à un genre distinct de *Trionyx* et sans relation à première vue avec *Platypeltis*. En Angleterre, le grand crâne d'*Eurycephalochelys fowleri* Moody et Walker, 1970 (Cuisien) paraît s'apparenter à ces restes ou correspondre au même genre. Il n'est pas possible de distinguer parmi les restes de carapaces fossiles d'Amérique de grandes dimensions, à préneurale et callosités peu développées, placés dans le genre *Aspideretes*, ceux qui pourraient appartenir à ce genre ou à ce groupe. Schmidt place *Aspideretes puercensis*, du Paléocène du Nouveau Mexique, dans le genre *Palaeotrionyx*, et effectivement il a des ressemblances avec *P. quinni* dont il se distingue par ses plus petites dimensions et sa décoration cupuleuse plus étendue. *Axestemys byssinus* (Cope, 1872) pourrait en faire partie, entre autres, mais il est fondé sur des restes de carapace très insuffisants et la préneurale est apparemment absente. Je pense que le genre *Palaeotrionyx* est distinct de *Platypeltis* et de *Plastomenus* ; il a dû être abondant du Crétacé supérieur à l'Eocène inférieur et c'est le seul genre de Trionychidés qui semble commun à l'Europe et à l'Amérique du Nord.

Il n'est pas encore possible de déterminer quand se sont individualisées les trois dernières formes à partir de l'origine commune ; en attendant la découverte de nouveaux crânes et la révision de ceux qui ont été décrits par Hay, on est pratiquement incapable de déterminer la plupart des spécimens antérieurs à l'Eocène supérieur, étant donné l'ambiguïté des définitions des trois « genres » retenus et considérant que la préneurale est toujours présente à l'origine, de même que les pleurales 8 :

— *Palaeotrionyx :* grandes dimensions et caractères juvéniles de la carapace, seule connue ; peut-être représenté par le crâne de *Conchochelys* et le fragment de carapace d'*Axestemys*, ainsi que par diverses espèces d' « *Aspideretes* » (*sensu* Hay).

Source : MNHN, Paris

— *Plastomenus :* plastron massif, sans fontanelles entre les plaques postérieurement à l' « entoplastron » (épiplastrons fusionnés), lui-même très ossifié ; représenté par une espèce sûre, à pleurales 8 très développées, dont le crâne n'est pas suffisamment décrit ; son rang taxonomique pas encore déterminé par rapport au suivant.

— *Platypeltis :* bien défini par sa morphologie crânienne (voir p. 132), mais dont la carapace a évolué dans le sens de la disparition des pleurales 8, laquelle ne s'est réalisée complètement que tardivement, d'où la difficulté de reconnaître les carapaces non accompagnées de crâne, antérieurement à la stabilisation du type morphologique actuel.

Quoi qu'il en soit, si l'on peut retenir pour les espèces nordaméricaines de Trionychidés les noms de *Plastomenus*, *Palaeotrionyx* et *Platypeltis*, il est inadmissible de continuer à leur donner les noms des genres *Aspideretes* et *Amyda*.

2. — ASIE.

Les « espèces » fossiles ont également été placées dans les sous-genres ou genres « *Amyda* », « *Aspideretes* » et « *Platypeltis* », en fonction du nombre de pleurales et de la présence ou l'absence de la préneurale, suivant les diagnoses de Hay, 1908.

C'est en Asie que l'on trouve les plus anciens représentants des Trionychidae mais ils ne sont pas suffisamment conservés. Une espèce très ancienne et intéressante est « *Aspideretes* » *maortuensis* Yeh, 1963, du Crétacé inférieur de Mongolie : environ 300 mm de longueur ; une préneurale et des fontanelles nuchopleurales probables ; 8 paires de pleurales, les huitièmes petites ; plastron à branches préplastrales antérieures cassées mais certainement plus courtes que les postérieures très longues, les premières étant écartées l'une de l'autre ; nombreuses apophyses médiopostérieures hypoplastrales en bordure continue ; callosités peu développées, surtout sur les xiphiplastrons non ornés. Tout ceci rappelle d'une part *T. euphraticus* (voir tabl. 5), d'autre part *Palaeotrionyx*, malgré ses dimensions, et certains spécimens d' « *Aspideretes* » d'Amérique ; le plastron confirme l'ancienneté du type morphologique à branches épiplastrales antérieures courtes et écartées, que l'on retrouve dans de nombreux groupes actuels ; en l'absence de crâne on ne peut dire de quelle lignée l'espèce est l'origine mais il est certain qu'elle représente un stade primitif à partir duquel toutes les formes mondiales de carapaces peuvent être issues : certaines espèces actuelles en ont gardé plus de caractères que d'autres et particulièrement *T. euphraticus* et *T. swinhoei*, en Asie précisément, et respectivement au Moyen-Orient et en Chine.

Ce n'est qu'au Tertiaire qu'on trouve des crânes fossiles en Asie :

1°) *T. linchuensis* Yeh, 1963, Eocène-Oligocène inférieur du Chekiang, dont le crâne existe mais n'a pas été décrit.

2°) *T. ninae* Čkhikvadze, 1971, Oligocène inférieur du Kazakhstan, dont le crâne n'est pas encore connu par sa face ventrale mais qui paraît original par rapport aussi bien à *T. euphraticus* (*fide* Čkhikvadze) qu'aux restes dont il a été question à propos de *Palaeotrionyx* : des caractères de sa carapace comme les grandes dimensions et les fontanelles nuchopleurales peuvent en effet aussi bien rapprocher *T. ninae* de *T. euphraticus* que des *Palaeotrionyx* ; il n'y a pas de préneurale, de même que chez *T. euphraticus*.

3°) *Amyda gregaria* Gilmore, 1934, Oligocène moyen de Mongolie inférieure : le crâne montre sa relation directe avec *T. euphraticus*, bien que la carapace ait une huitième paire de pleurales non typiquement réduites ; il n'y a pas de préneurale.

Crâne : sillon palatin large et profond, bord médial du bec éloigné des choanes ; choanes et foramen intermaxillaire grands et arrondis, les premières proches du second ; le bord postérieur des choanes, brisé, ne permet pas d'affirmer que celles-ci sont plus courtes que le foramen ; vomer séparant les maxillaires ventralement jusqu'au foramen.

Plastron : callosités peu développées ; branches préplastrales antérieures courtes par rapport aux postérieures et peu écartées (jointives à la base) ; hyoplastrons avec une bordure d'apophyses médiopostérieures.

Source : MNHN, Paris

Je pense que cette espèce est un jalon entre le type primitif représenté par *T. maortuensis* et le groupe *T. euphraticus-T. swinhoei*, dont elle peut être un ascendant direct.

*T. euphraticus* a (souvent ou toujours?) des fontanelles nuchopleurales contrairement à *T. gregaria*, mais la présence de ces fontanelles n'est souvent qu'occasionnelle chez plusieurs autres espèces. *T. euphraticus* a des pleurales 8 réduites contrairement à l'espèce fossile, mais on ne peut pas encore affirmer que la réduction est primitive dans la lignée qui conduit à *T. euphraticus*; les formes fossiles d'Asie montrent, comme en Amérique, toutes les variations possibles, dès le Crétacé supérieur, entre la taille réduite des pleurales 8 par rapport aux septièmes et leur développement supérieur, que ce soit en hauteur ou en largeur. Quand, dans l'optique de Hay (voir p. 137) on considérait *T. euphraticus* comme l'espèce-type d'*Amyda*, il était normal de placer l'espèce *gregaria* dans ce genre; mais comme ce ne peut être le cas dans aucune des deux solutions envisagées à savoir : *T. subplanus* espèce-type d'*Amyda* pour Loveridge et Williams, *T. cartilagineus* pour la commission internationale de nomenclature de zoologie, et que rien ne raccorde encore ces deux dernières espèces à la lignée *gregaria-euphraticus*, je pense qu'il faut distinguer celle-ci sous un nom de genre différent et reprendre le nom de *Rafetus* créé par Gray, 1864 sur l'espèce *euphraticus*.

Il apparaît que ce genre *Rafetus* est morphologiquement apparenté à *Platypeltis*, ainsi qu'on l'a déjà vu, mais que tous deux sont séparés depuis très longtemps, au moins depuis le début du Tertiaire (on a vu que l'espèce *mirus* du Bridger B du Wyoming est déjà un *Platypeltis*, et que celui-ci devait exister déjà auparavant) : les deux genres ont certainement une origine commune, ainsi que le pensaient Loveridge et Williams.

Les autres formes d'Asie (voir notamment Yeh, 1963) ne nous donnent pas de renseignements sur l'ascendance des autres espèces actuelles d'Asie au sens large et particulièrement de l'Inde. Dès le Pliocène on peut reconnaître l'apparition de *T. sinensis*, de Chine et Japon mais on ne sait à quelles espèces fossiles antérieures on doit la rattacher et on a vu que les seuls indices de son regroupement à une lignée sont contradictoires : vomer étroit et choanes petites comme l'espèce d'Afrique *T. triunguis* (et même encore plus que chez celle-ci), mais branches préplastrales antérieures longues comme chez les espèces indoasiatiques et morphologie du sillon palatin ressemblant particulièrement à celle de *T. hurum* (Inde).

*Remarques.*

1) *La prénеurale :* on ne sait à quelle époque elle a disparu des formes asiatiques car on n'a que des exemples douteux de carapaces à prénеurales, postérieurement aux espèces *maortuensis* et *fuchienensis* du Crétacé qui en sont pourvues (l'espèce *planicostatus* du Crétacé supérieur (Fleuve Amour) est supposée en avoir une parce que Hay a dit que toutes les espèces du Crétacé en ont!) et seulement au Pliocène avec *T. sculptus* de Mongolie et *T. sinuosus* de Chine; même l'espèce *impressus* de l'Eocène supérieur du Kwantung paraît douteuse sur ce point. Or on a vu que la morphologie du sillon palatin de *T. gangeticus* rappelle celle de *T. euphraticus* (voir Fig. 67 a et d), bien que la première ait évolué dans le sens de l'éloignement du foramen intermaxillaire et des choanes et le recouvrement du vomer par les maxillaires ventralement. Comme *gangeticus* a gardé une prénеurale, si elle a pris origine dans la lignée qui a conduit à *gregaria* et *euphraticus* ce ne peut être qu'avant l'Oligocène mais à une époque indéterminée. *Gangeticus* étant l'espèce-type d' « *Aspideretes* », rien n'autorise à donner ce nom aux espèces fossiles d'Asie telles qu'on les connaît actuellement, pas plus qu'à celles d'Amérique du Nord.

2) *Les pleurales 8 :* alors que leur réduction est très nette au cours des temps en Amérique du Nord, elle ne l'est pas en Asie où de tout temps on trouve le « type » réduit à côté du « type » non réduit. On a même vu que chez *gregaria* où on pourrait s'attendre à ce que les pleurales 8 soient réduites puisque son crâne est proche d'*euphraticus*, ce n'est pas le cas.

Il arrive que la disparition soit totale (« *Platypeltis* » *subcircularis*, Eocène supérieur du Honan), mais ce n'est pas une preuve de la présence de ce genre : en Europe aussi, dans le groupe *stiriacus* appartenant à la lignée *T. triunguis*, on trouve un spécimen à 7 paires de pleurales seulement : la disparition des pleurales 8, de même que leur développement, est une potentialité commune à plusieurs

Source : MNHN, Paris

lignées et ne s'est réalisée totalement de façon caractéristique que pour la lignée américaine de *Platypeltis*.

3) *Présence de Plastomenus en Asie : P. ulnarskii* Čkhikvadze, 1970, Eocène moyen du Kazakhstan, comporte un plastron relativement massif, les épiplastrons étant bien recouverts d'une callosité ; tant que le crâne de *P. thomasii* n'aura pas été revu, et qu'un crâne correspondant n'aura pas été trouvé au Kazakhstan, on ne peut affirmer la validité du genre et sa présence en Asie.

3. — EUROPE OCCIDENTALE.

Dans le passé, presque toutes les espèces fossiles ont été placées par les auteurs dans le « genre » ou « sous-genre » *Amyda*, en prenant comme espèce-type, ou comme modèle, l'espèce *triunguis* d'Afrique. Or la révision des Trionychidae de France, détaillée plus loin, montre qu'il y a deux groupes de Trionychidae en Europe :

1°) Les formes dont on a parlé à propos de *Palaeotrionyx* et que je place en partie sous ce nom provisoirement, représentées à l'Eocène inférieur de France (*P. vittatus*), et au Paléocène ou Eocène inférieur de Belgique (*Trionyx* « *erquelinnensis* » = *P. vittatus*, *T.* « *levalensis* » = *P. aff. vittatus*) et Angleterre (*Eurycephalochelys fowleri*).

2°) Les espèces que je place ici dans le groupe ayant abouti à l'espèce actuelle d'Afrique *T. triunguis*.

L'insuffisance des crânes ne permet pas de dire si ce deuxième groupe comporte plusieurs types morphologiques palatins ; tous ceux qui ont été trouvés et décrits ventralement appartiennent à la même lignée : foramen intermaxillaire plus long que les choanes relativement petites, lesquelles sont éloignées du foramen d'au moins une fois la longueur de ce dernier ; vomer non prolongé ventralement entre les maxillaires : sillon palatin de profondeur modérée, à bords parallèles dans la région antérieure aux choanes, bord médial du bec éloigné, si peu que ce soit, du bord des choanes. Symphyse mandibulaire plus longue que l'orbite chez l'adulte.

Il existe une particularité chez les seuls crânes fossiles d'Europe bien connus jusqu'au Miocène supérieur : l'étalement jusqu'à la ligne médiane du palais du bord médial du bec, lequel cependant ne touche pas, tout à fait à l'arrière, le bord des choanes ; cet étalement se produit chez des crânes à surfaces triturantes larges comparables par le contour du museau à celui du grand *Trionyx triunguis* de type broyeur figuré par Loveridge et Williams, 1957, Fig. 52 et que Cray avait baptisé *Fordia africana*. En même temps, on trouve en Europe des crânes à museau étroit comme les spécimens non broyeurs de *triunguis* mais on ne connaît pas leur morphologie palatine ; les caractères de la face dorsale, ceux de la mandibule et ceux de la carapace qui accompagnent les crânes étroits ne diffèrent pas essentiellement de ceux du premier type ; je ne sais donc pas si deux sections ont coexisté en Europe, à l'intérieur du groupe. Puis au Miocène supérieur (Helvétien) apparaît en Europe *T. triunguis* s.l. On note que les crânes à museau large connus ventralement ont une certaine ressemblance avec les restes de crâne du groupe *Palaeotrionyx* ; peut-être sont-ils étroitement apparentés à l'origine ?

Tous les spécimens de carapaces appartiennent au même type morphologique de Hay, 1908 : « *Amyda* » : pas de prémeurale, huit paires de pleurales, sauf un spécimen classé comme *Trionyx (? Platypeltis) septemcostatus* par Hummel, 1932 ; on l'a déjà dit, il s'agit d'une variation individuelle de *T. stiriacus* présentant seulement sept paires de pleurales, par suite de la fusion des pleurales 7 et 8 et non par réduction des huitièmes. Si l'on examine les spécimens fossiles on voit que la huitième paire varie souvent en dimensions par rapport à la septième, quoique dans l'ensemble il y ait plus souvent une septième paire plus large que la huitième ; mais très souvent cette dernière paire est plus longue ou aussi longue que la précédente, de sorte qu'on ne peut parler de réduction ou de développement caractéristique de la huitième.

Les plastrons varient peu et ils sont du type primitif proche de celui des espèces américaines :

— Branches préplastrales antérieures plus courtes que les postérieures, lesquelles sont effilées : la longueur des premières varie par rapport aux secondes, comme en Amérique du Nord, mais alors

Source : MNHN, Paris

que chez *Platypeltis* le type morphologique a évolué dans le sens des branches antérieures particulièrement courtes, les branches antérieures sont relativement un peu plus longues en Europe. Les branches préplastrales sont écartées l'une de l'autre et dépourvues de callosités.

— Les épiplastrons fusionnés, à branches modérément effilées, forment ensemble un angle variable de 90 à 120° environ ; leur callosité est peu ou pas développée.

— Les hyohypoplastrons ont des callosités souvent très développées, un peu comme chez « *Plastomenus* », les fontanelles entre ces plaques et les xiphiplastrons étant souvent très réduites. Quand les callosités ne sont pas trop développées on voit les apophyses hypoplastrales médiopostérieures, généralement en bande continue, sans distinction fortement marquée entre l'apophyse médiale antérieure et les autres, comme chez *T. triunguis*. Les xiphiplastrons ont des callosités plus ou moins développées, jointives sur la ligne médiane au maximum du développement.

Il faut toutefois mentionner une espèce : *T. bohemicus* Liebus, 1931, de Preschen, Hongrie, Miocène, dans laquelle je place tous les spécimens du gisement ; les branches préplastrales antérieures sont presqu'aussi longues que les postérieures, comme chez l'actuelle *gangeticus*, les callosités xiphiplastrales ne sont pas développées et les apophyses médiopostérieures hypoplastrales forment deux lots très distincts ; les quatre carapaces dorsales accompagnant les restes de plastron (désarticulé) présentent plusieurs stades de croissance, du jeune à l'adulte : trois d'entre elles comportent des pleurales 8 vraiment petites et la dernière, franchement juvénile, 7 paires distinctes seulement (la huitième absente ou très réduite) ; enfin le crâne, inconnu en face ventrale, a un museau non dilaté remarquablement trapézoïdal. C'est l'espèce d'Europe qui s'écarte le plus de l'actuelle *triunguis*, dont, par ailleurs, elle a toutefois le type de pubis.

Conclusion : qu'il comporte une ou deux sections ou lignées (crânes étroits et crânes larges à bec étalé médialement), le groupe européen qui se termine par *T. triunguis* est homogène et distinct des autres groupes mondiaux, même s'il procède d'une origine commune ; on ne peut le placer que dans le genre dont l'espèce-type est l'actuelle *triunguis*. Si l'on applique la décision de la commission internationale prenant *cartilagineus* comme espèce-type d'*Amyda*, il faudra choisir le premier nom de genre suivant en date, ayant pour espèce-type *triunguis* : ce pourra être, *fide* Loveridge et Williams, 1957, p. 420, *Aspidonectes* Wagler, 1830 (espèce-type *T. aegyptiacus* Geoffroy d'après la désignation de Stejneger, c'est-à-dire *T. triunguis*) ; mais si l'on s'en tient à l'opinion de ces auteurs considérant cette même espèce comme type de *Trionyx*, c'est ce dernier nom qu'il faudra prendre, *sensu stricto*. Dans cet ouvrage, je n'ai pas été suffisamment loin dans la révision des espèces actuelles et des crânes fossiles d'Europe pour donner un caractère définitif aux conclusions auxquelles j'ai abouti. Je prends *Trionyx* s. s. comme nom de genre pour les espèces fossiles d'Europe et pour l'espèce actuelle *triunguis* ; arbitrairement, en accord avec Loveridge et Williams, 1957 et de nombreux auteurs, contemporains de Geoffroy notamment, je me place donc ici en infraction avec le code puisque je pense que *T. aegyptiacus* est bien le type désigné par Geoffroy.

## 4. — Conclusion.

Dans les pages précédentes on a vu qu'à partir d'une forme primitive ancestrale s'étaient développés, conformément au dendrogramme de Loveridge et Williams, un groupe américain (*Platypeltis*) et un groupe asiatique, représenté actuellement par *Rafetus euphraticus*, relativement primitifs et proches par de nombreux points, enfin un groupe euroafricain (*Trionyx* s. s.) aboutissant à l'espèce actuelle *triunguis*, et également primitif par le plastron. On n'a pas trouvé la souche des espèces *sinensis* et *steindachneri* dans les fossiles insuffisamment conservés d'Asie, ni celle des autres espèces asiatiques ; la morphologie du crâne et de la carapace fait de *gangeticus* la plus primitive de ces dernières et la suppose en relation avec *euphraticus* (par le crâne) ; le développement des branches préplastrales antérieures uniquement chez les espèces asiatiques peut être considéré comme un trait de groupe, amenant *sinensis* et *steindachneri* à en faire partie. En attendant de pouvoir situer les divisions du genre *Trionyx* s. l., on peut les considérer provisoirement :

a — *Comme des sous-genres*, suivant en ceci les auteurs précédents, et placer les espèces actuelles de la façon suivante :

Source : MNHN, Paris

— genre *Trionyx* Geoffroy, 1809 s. l.

Sous-genres : *Platypeltis* Fitzinger, 1835, espèce-type *Testudo ferox* Schneider, 1873, comprenant les espèces actuelles américaines ;

*Trionyx* s. s., espèce-type *T. aegyptiacus* Geoffroy, 1809 = *Testudo triunguis* Forskål, 1775 ;

*Rafetus* Cray, 1864, espèce-type *Testudo euphratica* Daudin, 1802 ;

*Aspideretes* Hay, 1903, espèce-type *Trionyx gangeticus* Cuvier, 1824, comprenant en outre les espèces *hurum*, *leithii* et *nigricans* ;

*Amyda* Geoffroy, 1809, espèce-type *A. javanica* Geoffroy, 1809 = *Testudo cartilaginea* Boddaert, 1770, espèces congénériques : *subplanus* et *formosus*.

(Rappelons que pour Loveridge et Williams, *Amyda* n'a été validé que par Fitzinger, 1835 avec comme espèce-type *T. subplanus* Geoffroy.)

Les espèces *sinensis* et *steindachneri* peuvent être ou bien placées dans le sous-genre *Amyda*, ou bien, la première dans le sous-genre *Pelodiscus* Fitzinger, 1835 dont elle est l'espèce-type et la seconde dans le sous-genre *Amyda* ;

b — *Comme trois genres distincts*, un par continent :

— *Platypeltis* : Amérique du Nord ;

— *Trionyx* : Afrique (et Europe dans le passé) ;

— *Amyda*, avec sous-genres *Amyda*, *Aspideretes*, *Rafetus* et éventuellement *Pelodiscus* : Asie, le plus primitif étant *Rafetus*, puis *Aspideretes*.

On peut formuler une hypothèse sur les relations phylogénétiques des sous-genres : on aurait à l'origine une espèce asiatique dont serait proche l'espèce *maortuensis* :

1°) à partir de cette forme serait issue la lignée des espèces *gregaria*, *euphraticus* et *swinhoei* (sous-genre *Rafetus*) ; c'est à partir de cette lignée que se seraient diversifiées d'une part toutes les autres espèces asiatiques, dont *Aspideretes gangeticus* est la plus primitive, et d'autre part la sous-famille des Lissemydinae ;

2°) à partir de la forme originelle une espèce aurait été en Amérique du Nord et en Europe, en donnant :

— d'une part *Palaeotrionyx* (un genre unique pour les deux régions, ou deux genres très proches). Celui-ci se serait éteint au Guisien, en Europe après avoir éventuellement donné *Trionyx s. s.*, en Europe seulement ; si *Trionyx s. s.* n'est pas issu du *Palaeotrionyx* européen, c'est qu'il est un rameau latéral de la forme venue d'Asie, développé uniquement en Europe puis en Afrique ;

— d'autre part, en Amérique du Nord seulement, l'ancêtre de *Platypeltis*, de *Plastomenus thomasi*, et éventuellement d'une troisième forme représentée par le crâne baptisé *tritor* par Hay, l'ordre d'apparition des trois formes n'étant pas encore déterminable.

## TRIONYCHIDAE FOSSILES DE FRANCE

## INTRODUCTION

C'est au Paléocène que l'on trouve les premiers Trionychidae d'Europe et particulièrement de France. Cette apparition est tardive par rapport à l'Amérique du Nord (Crétacé supérieur) et l'Asie (Crétacé inférieur).

— *Au Paléocène :*

Dans la littérature on trouve mention de Trionychidae au Paléocène de France et Danemark :

Source : MNHN, Paris

— *Trionyx* sp. *in* Rosenkrantz, 1923, Crania-Kalk, Copenhague. D'après Hummel (1932) il s'agirait d'une plaque pleurale indéterminable.

— ? *Trionyx* sp. *in* Bergounioux, 1936 b, Menat (Puy-de-Dôme), Auvergne, région 4 de la figure 49 ; point 9 de la figure 51 reste d'une carapace très abîmée, d'après l'auteur. Le spécimen n'a pas été retrouvé à l'Université de Clermont-Ferrand ni à celle de Lyon. Un autre reste de Tortue provenant de Menat, et conservé à Lyon, appartenait au genre baenoïdé *Compsemys*. La présence de *Trionyx* à Menat est possible[1] ; sa coexistence avec *Compsemys* est démontrée au Mont-de-Berru.

— ? *Trionyx* sp. *in* Bergounioux 1932 a, Châlons-sur-Vesle (Marne), région 1 de la fig. 49 (Est du Bassin Parisien), point 3 de la fig. 50.

Les pièces conservées à Munich ont apparemment été perdues pendant la dernière guerre. Beaucoup de restes de Trionychidae ont été trouvés dans la région de Châlons-sur-Vesle, ainsi que nous le verrons par la suite.

— *Trionyx* sp. *in* Lemoine, 1880, Cernay-les-Reims (Marne), même région 1, point 4 de la fig. 50 : les conglomérats de Cernay en ont fourni autrefois des restes conservés à Paris (collection Lemoine) et qui seront étudiés avec ceux qui ont été trouvés dans le gisement plus récent du Mont-de-Berru (carrière Mouras).

*— À partir de l'Éocène :*

Les Trionychidae sont fréquents en France comme dans toute l'Europe. Ils ont été signalés depuis très longtemps dans la littérature et notamment par Cuvier en France (Recherches sur les Ossemens fossiles). Ils disparaissent d'Europe à la fin du Pliocène.

Les auteurs précédents ont attribué tous les restes de Trionychidae de France au genre *Trionyx* : nous avons montré que ce genre doit être divisé : il apparaît que deux genres distincts sont présents en France jusqu'à l'Éocène moyen, un seul semble-t-il ensuite, jusqu'au Pliocène.

Plan d'étude des Trionychidae de France. — J'étudierai d'abord :

I. Les spécimens placés provisoirement dans le genre *Palaeotrionyx*, espèce *vittatus*, et provenant de l'Éocène inférieur ; puis,

II. Les spécimens que l'on peut placer dans le genre *Trionyx s. s.* :

— une première partie sera consacrée à l'étude détaillée du matériel provenant du Thanétien et Yprésien du Bassin Parisien, dans l'ordre chronologique. Parmi ce matériel, une espèce est bien déterminée grâce à la présence du crâne : *T. michauxi* n. sp., du Cuisien de Mancy ;

— une deuxième partie comporte du matériel burdigalien d'Artenay, rapporté ici au groupe *stiriacus*, d'Hummel, 1929 : comme *T. michauxi*, à laquelle elle est comparée, cette espèce est bien déterminée grâce à la présence du crâne ; c'est la seule espèce de France qui soit correctement définie après l'Yprésien et c'est pourquoi j'ai rapproché son étude de celle de *T. michauxi* ;

— une troisième partie est consacrée au catalogue des spécimens trouvés depuis l'Éocène moyen jusqu'au Pliocène compris : il est assorti de remarques à propos du matériel et à propos des noms d'espèces qui lui ont été attribués dans le passé ; on notera l'absence de *Trionyx* entre l'Helvétien inférieur et le Pliocène de France.

Sous-famille TRIONYCHINAE Lydekker, 1889.

## I. — *PALAEOTRIONYX VITTATUS* (Pomel, 1847)[2].

*Trionyx vittatus* Pomel, 1847 a, p. 326.

*Localité-type et horizon stratigraphique :* Lignites de Muirancourt (Oise) ; Bassin Parisien (région 1, Fig. 49 ; point 11, Fig. 50). Sparnacien.

1. La présence d'un Trionychidé indéterminé est sûre à Menat : voir Piton, 1940, *Mém. Soc. Hist. Nat. Auvergne* n° 1, crâne figuré pl. XVI.

2. La définition du genre *Palaeotrionyx* Schmidt, 1945 est donnée p. 154, après révision du matériel européen.

Source : MNHN, Paris

*Diagnose de Pomel :* « Une grande espèce à carapace presque plate se distingue (des *Trionyx* des terrains tertiaires anciens du Bassin Parisien) par la disposition de vermiculations, qui sont distribuées sans ordre dans la moitié moyenne, et transversalement vers les bords symphysaires, de manière à présenter des bandes parfaitement déterminées, d'où j'ai tiré le nom de *Trionyx* (sic) (*Cymnopus*) *vittatus*. Elle a été trouvée dans les lignites du Soissonnais par M. Graves ».

*Matériel-type :* l'holotype donné par Graves au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris est considéré comme perdu. Il subsiste dans ce musée un bon moulage de la face dorsale qui devient le calcotype. L'original a été figuré par Gervais (1859, Atlas, Pl. 52 fig. 1 et 2) : les sutures ne sont pas indiquées sur ce dessin et la décoration n'est pas parfaitement rendue. Gervais (Texte, p. 440) mentionne sous le nom de *Trionyx vittatus* tous les restes de Trionychidae de l'Eocène inférieur des départements de l'Oise, l'Aisne et la Marne ; seuls quelques-uns d'entre eux peuvent appartenir à *P. vittatus*. L'étude du calcotype de *Trionyx vittatus* m'amène à penser que le spécimen était d'un genre distinct de *Trionyx* et que, ainsi que plusieurs autres spécimens de l'Eocène inférieur de France et de Belgique, il a des particularités communes avec *Palaeotrionyx quinni* Schmidt, 1945, du Paléocène supérieur du Colorado, espèce-type du genre, lequel sera redéfini à la suite de l'étude du matériel français et belge.

L'absence d'éléments déterminants m'empêche de dénombrer et de diagnostiquer les espèces du genre. J'ai provisoirement placé tous les spécimens de l'Eocène inférieur de France et de Belgique sous le nom de *vittatus* que l'on doit considérer comme une « espèce compréhensive » : leur examen montre qu'il n'est pas possible, dans l'état actuel du matériel, de redéfinir clairement l'espèce, même au sens large, par rapport à l'espèce *quinni*.

1. — DESCRIPTION DU CALCOTYPE.

Face dorsale seule moulée. Sutures tracées dans l'ensemble correctement d'après les reliefs marquant les limites des plaques. Décoration bien rendue sauf à la partie antérieure (pleurales 1 et 2) d'après le dessin de Gervais.

Les extrémités libres de plusieurs côtes brisées ont été reconstituées.

a. — *Mesures en mm.*

| | |
|---|---|
| Longueur médiane | 830 |
| Largeur maximum aux extrémités latérales des pleurales 4 | 745 |
| Longueur médiane de la nuchale | 105 |
| Largeur maximum de la nuchale | 510 |
| Largeur antérieure de la prénеurale | 88 |
| Longueur médiane de la prénеurale | 50 |
| Longueur médiane de la neurale 1 | 85 |
| Longueur maximum de la pleurale 1 gauche | 140 |
| Longueur médiale de la pleurale 1 gauche | 110 |
| Longueur médiale de la pleurale 2 gauche | 107 |
| Longueur médiale de la pleurale 7 gauche | 53 |
| Longueur médiale de la pleurale 8 gauche | 91 |
| Largeur de la pleurale 4 | 355 env. |
| Largeur du dépassement de sa côte | 57 env. |

b. — *Morphologie.*

La carapace est « presque plate » (Pomel) parce qu'elle a été déprimée *post mortem* dans la partie médiane, mais elle ne devait pas être moins bombée qu'un grand Trionychiné actuel tel *Chitra* ou *Trionyx triunquis*. Elle est grande et épaisse, massive, sans fontanelles entre la nuchale et les pleurales 1.

Contour : la carapace s'inscrit dans un ovale allongé, tronqué antérieurement et échancré profondément entre les extrémités libres des côtes des pleurales.

Nuchale longue et large, à extrémités latérales, ou processus costiformes, recouvrant les bords antérieurs des pleurales 1, presque jusqu'aux extrémités des côtes de celle-ci ; son bord antérieur est très largement arrondi avec une échancrure médiane ; son bord postérieur médian est en contact avec la prénеurale sur une largeur supérieure à la plus grande largeur des neurales, ce qui est toujours le

Source : MNHN, Paris

cas en la présence d'une préneurale et parfois aussi en son absence (voir les espèces fossiles américaines *in* Hay, 1908). Ventralement (Gervais, 1859, Pl. 52, Fig. 2), les processus costiformes sont épaissis, et de chaque côté, ces épaississements font, par leur bord postéromédial, la paroi d'une concavité où se logeait le bord dorsal enroulé de la zygapophyse postérieure de la dernière vertèbre cervicale ; cette disposition est conforme à celle des Trionychinae mais ici les épaississements ventraux sont relativement antérieurs par rapport à la nuchale.

Préneurale courte et large par rapport à la neurale 1.

Neurales : sept neurales, les contours des deux dernières n'étant pas très nets à la limite des pleurales 6 et 7 ; il semble que ce soit la sixième qui forme la plaque quadrangulaire de la série, la septième étant pentagonale.

Pleurales : huit paires ; la première est la plus longue. La huitième n'est pas réduite en hauteur ; elle l'est en largeur par rapport à la septième à cause de la forme ovale du disque pleural, mais ce n'est pas ce que l'on peut appeler une « réduction » comme c'est le cas chez *Platypeltis* avant la disparition totale de cette paire.

Décoration : la partie décorée, à contour ovale, est en relief sur la surface de la carapace, lisse tout autour, ce que rend bien le dessin de Gervais ; cet ovale est un peu excentré vers l'arrière par rapport à la carapace, la nuchale étant longue et peu ornée. L'agencement des éléments décoratifs est conforme à celui des *Trionyx* ; on voit bien le réseau formé par les lignes de bourrelets en arcs de cercles autour de la série neurale, lignes coupées perpendiculairement par les rangées de bourrelets issues de l'axe de cette série. On voit que la nuchale n'était ornée qu'autour de la préneurale ; l'ornementation des neurales est confuse. Sur les pleurales, les bourrelets du réseau sont fractionnés en vermiculations à sommet arrondi ou en grains, s'élevant entre des sillons confluents, aussi ou plus larges que les bourrelets ; il n'y a pas de cupules nettes, sauf par rares places ; vers l'arrière (pleurales 7 et 8) les vermiculations sont nettes et méandriques ; vers les parties latérales des pleurales, la décoration s'atténue en passant des bourrelets à la partie « lisse » par une zone à granulations éparses ; la partie « lisse » est en fait striée ou encore granulée par places.

c. — *Comparaison :* cette carapace dorsale ressemble étonnamment à celle de *Palaeotrionyx quinni* dont elle ne se distingue que par l'absence de fontanelles nuchopleurales. L'espèce américaine est plus « juvénile » par la présence des fontanelles et par les extrémités libres des côtes plus longues, les pleurales étant moins étendues vers les bords du disque ; elle est aussi plus petite : environ 700 mm de longueur ; la carapace dorsale est également vermiculée et granuleuse et à cupules rares. Ces deux carapaces sont plus proches l'une de l'autre en tout point, fontanelles mises à part, que d' « *Aspideretes* » *puercensis* (voir Hay, 1908, Pl. 94) placée aussi dans *Palaeotrionyx* par Schmidt ; l'espèce *puercensis* est plus petite (330 mm de longueur) et présente pourtant une ossification et ornementation plus poussées, tout en ayant quand même la préneurale, les fontanelles nuchopleurales et les côtes longuement libres présentes chez l'espèce *quinni* ; la carapace dorsale est entièrement cupulée, comme chez certains spécimens du Sparnacien inférieur de Belgique (Leval, Orp) placés ici dans le groupe *Palaeotrionyx*. Je pense que si les spécimens de *vittatus* et de *quinni* étaient rangés dans une collection sans indication de provenance, on pourrait croire qu'il n'y a qu'une seule espèce.

Mais, comme on l'a vu pour les actuelles, bien des espèces différentes par le crâne ont des carapaces semblables par la structure et la décoration. C'est pourquoi je pense que l'on ne peut se contenter de la carapace dorsale pour placer *vittatus* et *quinni* dans la même espèce, pas plus que l'on ne peut établir des diagnoses valables. Pour le moment il convient de souligner le rapprochement entre ces deux espèces en gardant leurs noms mais en les plaçant provisoirement dans le même genre *Palaeotrionyx*.

2. — SPÉCIMENS DE BELGIQUE RAPPORTÉS À L'ESPÈCE *vittatus* OU PROCHES D'ELLE.

a. — *Matériel.*

Collection : Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles.

*Palaeotrionyx* aff. *vittatus* : Trieu de Leval (Hainault), Fig. 50, « Landénien inférieur » (Paléocène ou Sparnacien inférieur ?). Matériel : N° 1720 (« type » de la Tortue de Binche ou *Trionyx «leva-*

Source : MNHN, Paris

*lensis* » Dollo, *nomen nudum*[1] et dans les tiroirs IG 8689 et 9681 plusieurs spécimens incomplets mêlés à des restes d'un petit *Trionyx* indéterminé.

Orp-le-Grand (Brabant), « Landénien inférieur » (Sparnacien inférieur, plus Thanétien?). Matériel : Tiroirs IG 9875 à 10046, restes de carapaces incomplètes provenant d'individus plus petits que le premier, mêlés à des restes de petites *Trionyx*.

*Palaeotrionyx vittatus* : Erquelinnes (Hainault) : point 16, Fig. 50; « Landénien supérieur » (Sparnacien?), assise inférieure fluviatile de la carrière de Grand Reng (ancienne sablière), voir Rutot, 1903. Matériel : n° 3908; « type » de *Trionyx « erquelinnensis »* Dollo, *nomen nudum*[1]; divers fragments dont le n° 3914 déterminé comme *T. vittatus*, accompagnés de restes de petits *Trionyx* dont un spécimen déterminé en collection comme *T. marginatus* = *T. henrici* (voir Rutot, 1903).

b. — *Description.*

Tous les spécimens provenant de grandes carapaces ont en commun les caractères « juvéniles » de *Palaeotrionyx quinni*, et la préneurale.

Des deux spécimens « types » de Dollo exposés en vitrine, je n'ai pu photographier, et seulement en face ventrale, que la carapace de la « *Trionyx* » n° 3908 d'Erquelinnes, Pl. IX fig. 2. Elle ne diffère, dans son architecture, de l'espèce américaine que par la réduction des fontanelles (font.); en plus de la préneurale, elle comporte huit neurales et mesure 700 mm de longueur.

Spécimens d'Orp : ils proviennent de carapaces dorsales d'environ 500 mm de longueur dont une à sept neurales; restes de plastrons un peu plus grands; un hypoplastron de 325 mm de large appartenait à une carapace d'au moins 600 mm de longueur.

Spécimens de Leval : ils proviennent de carapaces de 700 à 800 mm de longueur, sans fontanelles nuchopleurales; une d'elles comportait cinq neurales seulement.

*Décoration des spécimens.*

Elle varie d'un niveau à l'autre :

— À Leval : partie décorée couverte de cupules polygonales relativement petites et régulières comme l'espèce *puercensis* d'Amérique et contrairement à *quinni* et *vittatus*. Les bourrelets formant les cloisons des cupules sont arrondis à leur sommet mais particulièrement larges par rapport à celles-ci.

— À Orp : également des cupules nombreuses polygonales plus ou moins allongées et des bourrelets arrondis.

— À Erquelinnes : partie ornée moins étendue, cupules moins nombreuses, vermiculations et granulations présentes, surtout à la partie distale des pleurales; les bourrelets sont souvent étroits et à sommet aigu, mais à part ce point la décoration est proche de celle de *vittatus*.

*Plastrons :*

Très incomplets, réduits aux hypoplastrons ou aux hyohypoplastrons :

— Hyoplastron (à Leval); échancrure axillaire forte, processus médial à nombreuses apophyses antéromédiales.

— Hypoplastron (à Leval) : deux lots nettement séparés d'apophyses avec une branche médiale antérieure et une branche digitée postéromédiale en contact avec le xiphiplastron. L'étendue des callosités est faible et les échancrures entre apophyses sont donc profondes; à Orp un hypoplastron a ses apophyses en bordure continue peu saillante; les restes de plastron sont tous peu décorés; la surface a un aspect « usé » avec des granulations et vermiculations éparses.

*Vertèbres, ceintures et membres.*

Le spécimen 1720 de Leval en comporte quelques éléments, très grands et gros, en relation avec les grandes dimensions et l'épaisseur de la carapace. Il faudrait démonter le squelette pour pouvoir

1. Ces noms accompagnent les carapaces exposées dans le Musée. Dollo n'a jamais décrit ces espèces dont il annonçait la découverte en 1907 et dont il n'a donné que les noms en 1909.

Source : MNHN, Paris

l'examiner car à première vue on ne distingue pas de trait caractéristique par rapport aux Trionychidae actuels.

*Crâne :*

Ce même individu 1720 de Leval comporte quelques restes qui sont d'ailleurs placés incorrectement les uns par rapport aux autres sur le montage du Musée :

— Maxillaire droit incomplet et un morceau de jugal attenant ; on voit la suture du maxillaire avec le prémaxillaire, une partie du bord de l'orbite et la racine de l'arcade jugale ;
— un fragment de préfrontaux-frontaux comportant une partie du bord orbitaire droit ;
— un fragment de maxillaire gauche avec point de départ de l'arcade jugal ;
— un fragment de carré (?) droit.

En réagençant ces fragments anatomiquement je me suis fait une idée du museau : en vue dorsale il est trapézoïdal dans un plan supérieur, mais dans un plan inférieur, le bord maxillaire, épais, est parabolique ; ce museau est court par rapport au crâne, lequel s'élargissait fortement dès la racine de l'arcade jugale ; cette racine est bien détachée du museau (son bord antérieur est concave). La narine externe devait être allongée transversalement, ses bords étant épais et arrondis. Les orbites, situées à l'arrière du museau, devaient être petites par rapport au crâne et à la narine, arrondies et ouvertes dorso-latéralement, plutôt plus hautes que longues.

La largeur de l'espace interorbitaire ne peut être évaluée, mais elle était inférieure à la longueur de l'espace interorbitaire, lui-même plus long que l'orbite. La suture maxillaire-jugal atteint vers l'avant le bord orbitaire inférieur.

En vue ventrale, le bord inférieur du bec maxillaire est très épais et bas, le museau étant régulièrement arrondi ; ce qui reste de la surface triturante ne permet pas de se faire une idée de sa largeur et ne montre pas le bord du sillon palatin, mais on voit que le contact prémaxillaire-maxillaire était long et que le foramen intermaxillaire était de ce fait en situation postérieure par rapport à *Trionyx*.

c. — *Comparaison.*

Entre les spécimens des différents niveaux il n'y a que peu de variations :

— nombre de neurales réduit, à Leval ;
— à Leval et à Orp, décoration distincte de celle des spécimens d'Erquelinnes : ceci justifiait probablement l'intention de Dollo de créer deux espèces, « *levalensis* » (Leval et Orp), et « *erquelinnensis* », et c'est pourquoi je pense que les spécimens de Leval et Orp appartiennent seulement à une espèce affine de *rittatus* dans laquelle, en revanche, je place les spécimens d'Erquelinnes. Or il faut remarquer que les petites carapaces de *Trionyx* de chaque gisement belge, sans préneurale et plus ossifiées (ex. : Leval, 180 mm de longueur) ont une décoration voisine des grandes carapaces des mêmes gisements ; cupules nombreuses à Leval et Orp, granulations et vermiculations plus nombreuses à Erquelinnes, si bien qu'on peut difficilement séparer les restes fragmentaires des jeunes de la grande espèce de ceux des adultes de la petite.

Le crâne de Leval : ce qu'il en reste est insuffisant pour le déterminer, mais il faut noter la longueur remarquable du contact prémaxillaire-maxillaire par rapport aux crânes de *Trionyx* fossiles de la même époque, ce qui repousse le foramen intermaxillaire presque vers la mi-longueur du museau et, corrélativement, rapproche ce foramen des choanes ; d'autre part, sur le spécimen, l'arrondi du museau est presque parabolique, un peu comme chez le genre actuel *Chitra*[1], sauf qu'à l'arrière les deux branches convergent vers l'intérieur. En outre d'après la longueur du bord ventral des prémaxillaires et ce que l'on peut présumer de la largeur de la surface triturante, la longueur de la symphyse mandi-

1. *Chitra* est un genre de Trionychinae vivant à l'heure actuelle en Inde, à très grande carapace comme *Palaeotrionyx*, et à museau à contour parabolique : la ressemblance s'arrête là : *Chitra* est évolué ; il a perdu la préneurale et son crâne est très spécialisé : il comporte des particularités qui le distinguent de tous les autres Trionychidae (crâne plat à orbites tout à fait antérieures et « arc » postorbitaire si long que les postothitaires très longs touchent longuement les pariétaux, palais plat à choanes très antérieures et très petites, très écartées d'un foramen intermaxillaire réduit à une fente transversale, etc...).

Source : MNHN, Paris

bulaire ne devait pas être supérieure à la largeur de chaque branche de la mandibule, laquelle devait avoir un contour également parabolique à l'avant.

Ces caractères distinguent cette espèce de celles du genre *Trionyx*. Or, chez *Eurycephalochelys fowleri* Moody et Walker, 1970, du Cuisien anglais (un crâne seulement) on retrouve ces mêmes caractères de la face ventrale, avec la situation reculée du foramen intermaxillaire (plus même qu'à Leval, peut-être) et les mêmes caractères de la face dorsale, sauf en ce qui concerne le contour du museau pas exactement parabolique mais un peu étréci à mi-longueur comme chez *Trionyx* ; je pense que les deux crânes peuvent appartenir au même genre mais peut-être pas à la même espèce. Depuis la publication de 1970, Moody m'a aimablement communiqué les photographies d'*Eurycephalochelys* qui confirment mon opinion, différente de celle des auteurs du genre, lesquels estiment qu'*Eurycephalochelys* est sans rapport avec le Trionychidé de Leval.

D'autre part, j'ai déjà mentionné (p. 139) la ressemblance de *Conchochelys admirabilis* (Hay, 1908, p. 88, Fig. 1-3) aussi bien avec les restes de Leval qu'avec ceux d'*Erycephalochelys*, par le contour du museau, la disposition et les dimensions des orbites ; ajoutons, par comparaison avec le second, la largeur de la surface triturante, le profil latéral et le bord maxillaire épais ; malheureusement le crâne américain n'est pas bien conservé dans la région du sillon palatin et du foramen intermaxillaire, lesquels sont invisibles.

### 3. — Spécimens de France.

#### a. — *Matériel.*

Bassin Parisien (région 1, Fig. 49) ; gisements représentés par des points sur la Fig. 50 ; coll. MNHN.

Gisements :

1°) Issy-les-Moulineaux (Hauts-de-Seine), point 9, Sparnacien : un reste de vertèbre cervicale (hauteur du centrum à l'arrière : 35 mm), un fragment de pleurale (épaisseur 21 mm) et un reste de plastron.

2°) Gisements de la Marne, d'âge sparnacien, tels Avenay (point 12) et Mutigny (point 20) et d'âge cuisien tels Grauves (point 24) et Mancy (26) (récoltes Louis et Russell), et nombre de localités des Sables à Unios et Térédines exploitées autrefois par Lemoine, dont Cuis (point 25).

#### b. — *Description.*

Carapace :

Le nombre précis de pièces de *Palaeotrionyx vittatus* (quelques dizaines ?) ne peut être donné, faute de pouvoir les séparer de façon certaine des restes de carapaces de *Trionyx*. J'ai figuré Pl. VIII un certain nombre de pièces provenant de grandes carapaces que je rapporte à *T. vittatus* :

— La nuchale (Fig. 9 et 10) qui provient d'un individu plus petit que le type de l'espèce, montre la restriction de la décoration à la partie postérieure médiane ; le bord postérieur large était en contact avec une préneurale encochée antérieurement.

— Le fragment latéral de pleurale (Fig. 6) rend compte de la décoration des parties correspondantes des pleurales du calcotype, avec ses vermiculations et ses ponctuations éparses.

— Le fragment médial de pleurale (Fig. 5) montre la présence de cupules dans la partie centrale du fragment, beaucoup plus nettes que chez *vittatus*, comme à Erquelinnes.

— Le fragment de plastron (Fig. 8) montre une décoration conforme à celle des fragments de Belgique (Leval).

Les décorations des fragments des Figures 5, 7 et 9 sont un peu différentes de celles du type de l'espèce ; les cupules sont plus nettes et leurs cloisons sont aiguës (Fig. 5 et 7) et en outre le fond des cupules et le bord des plaques est strié et comme érodé ; c'est ce que l'on trouve aussi à Erquelinnes.

Dans le niveau cuisien les vermiculations, bourrelets et granulations sont beaucoup plus épais. J'en ai figuré deux Pl. X, Fig. 8 et 12 ; celui de la Figure 12 (Grauves) est un exemple de fragment qui pourrait aussi bien être un reste de grand *Trionyx michauxi* que de *Palaeotrionyx* ; en France comme en Belgique la décoration des fragments provenant des deux genres se ressemble dans chaque gisement.

Source : MNHN, Paris

*Crâne.*

Un seul reste de maxillaire provenant de Mancy et appartenant à MM. Méniel et Leconte pourrait éventuellement appartenir à *Palaeotrionyx vittatus*, et nécessiterait un examen attentif.

La Pl. VIII fig. 3, 4 représente un fragment de symphyse provenant d'Avenay. Le bord antérieur est régulièrement arrondi ; la symphyse est courte et non allongée par rapport aux largeurs des deux branches dentaires qui se joignent sans discontinuité ; la face dorsale est lisse, régulièrement et doucement concave entre le bord antérieur (externe) et le bord postérieur (interne), lequel porte médianement un léger épaississement irrégulier triangulaire. En vue latérale on voit que le bord antérieur est épaissi et surtout à l'avant, comme chez les grands *Trionyx*. Ce fragment ne peut correspondre à aucun crâne de *Trionyx* de l'Eocène inférieur d'Europe ; on peut le comparer aux mandibules du Berru (Thanétien), Pl. VIII fig. 1, 2 et à celle, yprésienne, de la Pl. XIII fig. 5 ; chez *Trionyx*, même quand la symphyse est courte (voir *T. ferox*, Pl. VII fig. 2), ce qui n'est pas le cas pour les espèces éocènes attribuées à ce genre, la mandibule est étrécie et allongée en avant et il y a discontinuité sagittale à la jonction des deux branches dentaires (crête, sillon, rupture de pente) qui s'écartent moins vers l'arrière. Ce fragment d'Avenay correspondait à un crâne de grande dimension ; quoique « courte », la symphyse (longueur médiane 25 mm) a les dimensions de celle de la mandibule d'un *T. cartilagineus* (26 mm) de 130 mm jusqu'au condyle, ce qui veut dire que le crâne correspondant était au moins aussi long et presque sûrement plus long, et sûrement plus large au museau.

Or il correspond tout à fait à ce que l'on attend comme symphyse pour les restes du crâne de Leval et pour *Eurycephalochelys*, d'après la morphologie ventrale des museaux.

4. — Conclusion et diagnose du genre :

À l'Eocène inférieur d'Europe et peut-être dès le Paléocène en Belgique, deux formes de carapaces coexistent :

— l'une sans préneurale, de dimensions petites à moyennes (probablement pas plus de 400 mm), bien ossifiée et décorée jusqu'aux bords du disque pleural, déterminée grâce aux restes de plastrons, mandibules et crânes comme *Trionyx* s. s. (voir § II) ;

— l'autre à préneurale, atteignant de grandes dimensions (jusqu'à 800 mm ou plus), à ossification « moins complète » et décoration restreinte. Les restes de crâne ou de mandibule qui accompagnent ce type de carapace (Leval, Avenay) appartiennent à un genre distinct de *Trionyx*. Je précise bien que la dimension des carapaces n'est pas un caractère suffisant pour distinguer les deux genres puisque celle de *Trionyx triunguis* atteint à l'heure actuelle 900 mm de longueur ; c'est le stade peu avancé de développement des callosités et de l'ornementation pour une si grande dimension qui me semble important. Ce type de carapace est également présent en Amérique du Nord où il a été placé dans les genres *Palaeotrionyx* Schmidt, 1945 et *Aspideretes* Hay, 1903 (*partim*) et peut-être aussi dans le genre *Axestemys* Hay, 1899.

On a vu (p. 137 et suivantes) qu'*Aspideretes*, espèce-type *gangeticus*, est une subdivision de *Trionyx* s. l. d'une lignée exclusivement asiatique. L'appartenance d'*Axestemys* (Cope, 1872) Hay, 1899 à ce groupe d'espèces, liées par les caractères de la carapace, est trop douteuse pour que ce nom créé antérieurement soit retenu.

Les crânes pouvant correspondre à ce type de carapace ont reçu les noms de *Conchochelys admirabilis* Hay, 1905 et *Eurycephalochelys fowleri* Moody et Walker, 1970 ; en l'absence de carapace associée au crâne, on ne peut que soupçonner leur appartenance à un même genre ou groupe de genres que les espèces *quinni* et *vittatus* ; le nom de genre *Palaeotrionyx* fondé sur une carapace seule, comparable à celle du type de *vittatus* est donc provisoirement retenu pour celle-ci.

Il est probable que plusieurs espèces de ce genre se sont succédé, ne serait-ce qu'en Europe, entre le Paléocène et le Cuisien, mais toute diagnose est impossible ; le seul caractère apparent, la décoration, étant difficile à interpréter. Pourtant il ne semble pas que ce soit par hasard que la décoration observée dans les gisements d'Erquelinnes et d'Avenay, tous deux sparnaciens, soit si ressem-

Source : MNHN, Paris

blante ; mais elle a changé au cours des temps (et parallèlement dans les genres *Trionyx* et *Palaeotrionyx*) ; cela impliquerait que les spécimens de Muirancourt et d'Issy-les-Moulineaux (également sparnaciens) et ceux du Cuisien de la Marne n'appartiennent pas à la même espèce ; encore moins ceux de Leval et Orp que je place comme *P. aff. vittatus*, en attendant que de nouvelles découvertes permettent de reprendre le *nomen nudum levalensis* Dollo.

En admettant que tous les spécimens de carapaces dont il a été question appartiennent au même « genre » *Palaeotrionyx* on peut le définir de la façon suivante :

*PALAEOTRIONYX*, Schmidt, 1945.

Espèce-type : *P. quinni* Schmidt, 1945, Plateau Valley Beds, Paléocène supérieur, Mesa County, Colorado.

Espèce provisoirement rapportée au genre : *Trionyx vittatus* Pomel, 1847.

*Diagnose du genre* s. s.

Genre de grand Trionychidé défini sur une carapace dorsale.

Carapace pouvant atteindre environ 800 mm de longueur, à préneurale et huit paires de pleurales, ayant la particularité d'être incomplètement ossifiée malgré ses grandes dimensions. Contour ovale, tronqué au bord antérieur de la grande nuchale, échancré latéralement entre les extrémités libres des côtes dépassant encore fortement des pleurales, éventuellement des fontanelles nuchopleurales. Ornementation incomplètement développée.

Typiquement (*P. quinni*) : fontanelles nuchopleurales, sept neurales, carapace vermiculée, 700 mm de longueur de carapace.

*Autres dispositions* (*Palaeotrionyx* s. l.) :

— Variation de la décoration : carapace nettement cupulée (? *P. puercensis*), *P.* aff. *vittatus* (Paléocène ou Eocène inférieur d'Orp et Leval), à vermiculo-cupulée (*P. vittatus*) ; soit à bourrelets arrondis et épais (Sparnacien de Muirancourt et Issy, Cuisien de la Marne), soit à bourrelets à crête tranchante (Sparnacien de la Marne et d'Erquelinnes).

— Variation du nombre de neurales : d'inférieur à sept (*P.* aff. *vittatus*, Leval) à supérieur à sept (*P. vittatus* d'Erquelinnes).

— Fontanelles nuchopleurales : plus ou moins restreintes.

— Caractères présumés du crâne ; museau court et large à contour arrondi et bord inférieur maxillaire épais ; long prémaxillaire repoussant le foramen intermaxillaire vers les choanes ; mandibule à contour arrondi et symphyse courte.

*Répartition :* Paléocène d'Amérique du Nord, Paléocène de Belgique ? Yprésien de France et de Belgique, d'Angleterre ?

— Peut-être synonyme de « *Axestemys* » (Cope, 1872) Hay, 1899 et de *Aspideretes*, *sensu* Gilmore et Hay, *Partim*.

— Proche ou synonyme de *Eurycephalochelys* Moody et Walker, 1970, genre connu par le crâne seul, de même que *Conchochelys* Hay, 1905.

## II. — ÉTUDE DE *TRIONYX* s. s.

INTRODUCTION.

Des données de l'anatomie comparée des espèces actuelles du genre *Trionyx* s. l. (p. 123 à 137) et de celles de la paléontologie (p. 137 à 146), il ressort que le nom de *Trionyx* s. s. est réservé ici aux espèces euroafricaines, précédemment incluses dans le genre au sens large de même que celles qui ont été rapportées ici au genre *Palaeotrionyx* en France et en Belgique.

Je donnerai d'abord une diagnose du genre tel que je l'entends, c'est-à-dire au sens strict :

Source : MNHN, Paris

## *TRIONYX* GEOFFROY-SAINT-HILAIRE, 1809.

*Espèce-type : Testudo triunguis* Forskål, 1775.
*Localité type :* (Afrique), Actuel.
*Synonymie du genre et de l'espèce :* voir Loveridge et Williams, 1957, p. 420-426.

DIAGNOSE : Crâne à museau relativement long : large ou étroit aux surfaces triturantes ; foramen intermaxillaire grand, distant d'au moins une fois sa longueur des choanes, petites ; vomer non prolongé entre les maxillaires ; sillon palatin antérieur à bords convergents de l'arrière vers l'avant puis parallèles en avant des choanes ; bord médial du bec ne touchant pas le bord des choanes ; mandibule à symphyse plus longue que l'orbite chez l'adulte. Carapace sans prénеurale, à huit paires de pleurales ; plastron à fontanelles persistantes entre les éléments ; callosités entoplastrales non développées et épiplastrales nulles à faibles ; branches préplastrales antérieures écartées l'une de l'autre et plus courtes que les postérieures ; épiplastron à angle aigu, au plus modérément obtus ; hypoplastrons à apophyse médiale antérieure plus ou moins forte mais jointive aux apophyses médiopostérieures en une bordure continue ; xiphiplastrons triangulaires et jointifs sur la ligne médiane, au maximum du développement.

*Répartition :* Paléocène supérieur ; Pliocène en Europe ; Miocène-Actuel en Afrique ; Actuel en Israël.

## PREMIÈRE PARTIE DE L'ÉTUDE DU CENRE *TRIONYX* s. s. PALÉOCÈNE ET ÉOCÈNE INFÉRIEUR DU BASSIN PARISIEN

### A. — Paléocène de Cernay-les-Reims :

*TRIONYX* sp.

1. — LOCALITÉ ET HORIZON STRATIGRAPHIQUE : Conglomérat de Cernay et carrière Mouras au Mont-de-Berru (Marne), Région 1, Fig. 49 ; Fig. 50, point 4. Paléocène supérieur, Thanétien.

2. — CARACTÈRES.

Décoration de la majorité des spécimens de carapace dorsale ; réseau relativement serré d'éléments décoratifs ; bourrelets méandriques à crête assez tranchante, peu de cupules complètement séparées ; plastron granulé à décoration plus fine que celle de la carapace dorsale.

*Carapace :*

— huit paires de pleurales ; les huitièmes sont étroites par rapport à leur longueur qui est égale ou supérieure à la longueur des pleurales 7 ;
— sept à huit neurales éventuellement prolongées jusqu'à la séparation complète des pleurales.

*Plastron :*

Préplastrons à branches antérieures relativement longues, égales à la moitié au moins des branches postérieures. Épiplastron en U, à angle obtus mais relativement peu ouvert. Hyohypoplastrons et xiphiplastrons à callosités bien développées ; hyoplastrons relativement courts au fond de l'encoche axillaire qui est marquée ; hypoplastrons à bordure continue d'apophyses médiopostérieures, la plus médiale antérieure plus forte que les suivantes. Xiphiplastrons triangulaires longs. Une fontanelle triangulaire assez importante persiste entre les derniers éléments au maximum du développement des callosités.

*Crâne et mandibule :*

Bord inférieur du bec maxillaire et bord interne du bec mandibulaire relativement larges et ponctués de gros foramens alvéolaires. Surfaces triturantes modérément dilatées et concaves.

Source : MNHN, Paris

Crâne comportant un foramen intermaxillaire grand (par estimation), éloigné des choanes, petites, d'au moins l'équivalent de sa longueur. Sillon palatin antérieur peu profond à section en V très ouvert. Bord médial du bec touchant en un point le bord de la choane. Infléchissement de la surface triturante dans le sillon marqué par une crête plus ou moins nette, ponctuée par places de petits tubercules.

Profil sous-orbitaire anguleux chez un individu petit.

Mandibule large dans la région symphysaire, à bord antérieur arrondi; symphyse modérément longue; crête sagittale faible, au sein d'une légère dépression, laquelle est séparée des deux concavités latérales de chaque surface triturante dentaire par une crête plus ou moins forte, située dans le prolongement du bord médial de chacune des surfaces.

## 3. — MATÉRIEL.

Collection MNHN :

a) Conglomérat de Cernay :

— Collection Lemoine 1897-15 : dix-neuf fragments de pleurales; une pleurale 1 droite; six fragments de plastron dont un latéral d'hypoplastron droit; un fragment proximal d'humérus gauche et un fragment de scapulo-coracoïde droit.

— Collection Molez : 1937-494 : un fragment de pleurale; une neurale.
1937-389 et 1938-182 : six fragments de carapace dorsale.

b) Carrière Mouras au Mont-de-Berru :

— Récolte Russell : carapaces dorsales; quatre portions dont une moitié antérieure et trois postérieures. Dix-neuf fragments de nuchales, quatre neurales, quatre pleurales 1, cinq pleurales 8, quatre-vingts pleurales de position intermédiaire plus ou moins complètes.

Plastrons : trois préplastrons, deux épiplastrons, onze hyo-hypoplastrons dont cinq presque complets; trois hyoplastrons; six hypoplastrons, deux fragments de xiphiplastrons.

Crâne : deux fragments de maxillaires gauches.

Mandibule : deux dentaires et deux branches de dentaires droites.

Vertèbres : 3e, 4e, 7e (deux fois) et 8e cervicales; deux centrums de sacrées; deux caudales.

Ceintures : sept scapulas gauches et dix droites, deux coracoïdes (gauche et droit), tous fragmentaires; fragments de trois pubis droits et d'un pubis gauche.

Membres : un humérus droit complet et cinq humérus gauches fragmentaires; cinq fémurs gauches et cinq fémurs droits incomplets.

## 4. — DESCRIPTION.

Introduction :

Lemoine (1880, 1889, 1896) fut le premier à signaler la présence de Trionychidae dans les « Terrains tertiaires inférieurs des environs de Reims », et plus précisément à Cernay.

Hummel (1929, p. 61) signale cette présence à Cernay, d'après quelques spécimens conservés au Musée de Berlin.

Les spécimens récoltés autrefois par Lemoine à Cernay sont mélangés avec ceux des environs de Reims, d'âge yprésien, particulièrement à ceux des Sables à Unios et Térédines Cuisiens, et seuls quelques-uns ont gardé la mention des localités. La plupart des spécimens décrits ici ont été trouvés par Russell dans la carrière Mouras au Mont-de-Berru.

L'observation du matériel du Mont-de-Berru inventorié montre qu'il y avait au moins 10 individus adultes d'après les scapulas, plus des jeunes; c'est la Tortue la plus abondante à Cernay. En l'absence de crâne complet, seul le genre a pu être déterminé; la décoration et les proportions homogènes des éléments indiquent qu'une seule espèce devait être présente. Le matériel du conglomérat de Cernay, un peu plus ancien que celui du Mont-de-Berru d'après la faune de Mammifères, ne s'en distingue pas, sauf par l'aspect émoussé des pièces roulées par les eaux.

### a. — *Carapace.*

Décoration.

Carapace dorsale : Pl. X fig. 1 et 2.

Conforme à celle du type *Trionyx* décrite dans les généralités sur la famille. Ordonnancement radiaire bien visible à partir des neurales (mais parfois masqué par l'agencement des cupules en nid d'abeilles) environ jusqu'au tiers médial des pleurales où il se superpose à l'organisation des bourrelets et des sillons en ovales alternants, avec comme axe la série neurale, l'aspect radiaire s'atténuant alors nettement sur le reste des plaques. Peu de cupules et les cloisons transversales de celles-ci moins nettes que les longitudinales. À la périphérie, les cupules sont plus larges et les sillons sont méandriques, et dans l'ensemble les bourrelets sont fractionnés en grains et vermiculations, les crêtes des bourrelets étant tranchantes.

Source : MNHN, Paris

À cheval sur les sutures, cupules courtes, plus ou moins finement striées, surtout dans les parties antérieures et moyenne de la carapace.

Variations : fractionnement plus important des bourrelets, ou au contraire, leur organisation serrée et méandrique sans cupules, ou enfin des cupules nombreuses nettes sur certains fragments ; bourrelets et crêtes variant en largeur.

Plastron : Pl. X fig. 20 et 17.

L'état de conservation des pièces ne rend pas bien compte de l'ornementation qui est, comme toujours chez les Trionychidae, plus fine que sur la carapace ; les bourrelets sont relativement plus serrés et souvent fractionnés ; peu de cupules.

## Dimensions.

Quelques individus adultes de taille courante dans le gisement :

— BR 9058 (Pl. X fig. 2) et BR 9030 (Pl. X fig. 1) : maximum de la longueur du disque de la carapace dorsale 290 mm + 10 mm de côtes libres ; largeur : 250 mm (+ 10 mm de côtes libres).

— Hyohypoplastron BR 9048 (qui a servi pour la reconstitution de la Fig. 69) : 203 mm de large. D'où les longueur et largeur du plastron ; environ 350 et 400 mm. On sait que le plastron est plus large que long et plus large que la carapace dorsale à cause de l'absence de périphérique. Le plastron reconstitué d'après ce spécimen devait appartenir à une carapace d'environ 350 mm de longueur, comme celles dont on a des pleurales isolées.

## Morphologie.

### — Carapace dorsale.

Contour : carapaces ovales, dont les côtes dépassent peu le bord des pleurales, en général (adultes).

Neurales : sept ou huit, d'après les dix-sept spécimens de pleurales où l'on voit la suture de la dernière, pentagonale.

Pleurales : les pleurales 8 sont petites ; quatre spécimens les montrent un peu plus longues médialement que les septièmes, mais nettement moins larges au bord libre. Sur dix spécimens isolés elles sont soit plus longues que larges, soit l'inverse. Quand il y a huit neurales, seules les pleurales 8 se touchent médialement ou même, sur un spécimen, elles sont complétement séparées comme chez l'espèce actuelle *subplanus* ; ce sont les plus petits spécimens qui ont huit neurales et leurs pleurales 8 sont courtes et larges ; on peut donc penser qu'avec la croissance les pleurales 8 s'allongent plus qu'elles ne s'élargissent.

### — Plastron :

Reconstitué Fig. 69. Suivant les homologies établies par Williams et McDowell, 1932 (voir p. 118), les épiplastrons sont appelés ici préplastrons, l'entoplastron est appelé épiplastron (deux épiplastrons fusionnés), la fontanelle entre cet épiplastron unique et les hyoplastrons étant l'emplacement du véritable entoplastron.

Préplastron : Pl. X fig. 13 et 14, deux des trois spécimens conservés ; branche antérieure plus courte et plus large que la postérieure et relativement plus plate.

Les deux branches forment entre elles un angle de 100° à 140° suivant les individus, plus fermé médialement que latéralement. Le spécimen BR 9047 est relativement plus élargi antéromédialement à l'angle des deux branches ; l'écart entre les deux préplastrons devait être de ce fait moins important que pour les deux autres spécimens ; peut-être même se touchaient-ils à la base par leurs branches antérieures, comme cela se produit chez certains *triunguis* actuels.

Mesures des préplastrons en mm : longueur au bord médial.

| | branche antérieure | | branche postérieure | |
|---|---|---|---|---|
| | conservée | estimée | conservée | estimée |
| BR 9063 | 45 | 45 | 50 | 73 env. |
| BR 9046 | 41 | 42 | 53 | 68 env. |
| BR 9047 | 29 | 36 | 61 | 62 |

Épiplastron : deux spécimens, dont celui de la Pl. X fig. 15, à branches brisées à leurs extrémités. BR 9061 est épais et étroit ; BR 9045 figuré est plat et large. Angle entre les deux branches un peu obtus du côté postérieur et un peu aigu du côté intérieur. Une encoche au bord antérieur, de chaque côté, montre l'endroit où s'appliquaient les préplastrons ; le bord antérieur anguleux est aminci puis en arrière l'os s'épaissit mais n'est pas orné, la callosité étant peu développée.

Hyohypoplastrons : ex. : Pl. X fig. 17 et Fig. 69, voir mesures p. 169 et comparer avec la p. 187. Dans la majorité des cas, les deux éléments sont encore liés, leur suture commune étant plus ou moins distincte, le plus souvent seulement du côté ventral sculpté. Tous ces hyoplastrons et hypoplastrons sont plus ou moins complets. Pas d'individu juvénile. Peu de variations morphologiques. Les extrémités latérales des processus latéraux sont bifides.

Source : MNHN, Paris

Rappelons que le bord médial de l'hyoplastron est, dans les premiers stades de développement, multifide avec des apophyses striées, longues, séparées et fortes ; puis la callosité englobe celles-ci qui n'apparaissent plus qu'en face ventrale ; le bord antéromédial porte, au long de l'apophyse antérieure, une rainure indiquant le lieu de juxtaposition de la branche épiplastrale.

Le bord médial et postérieur de l'hypoplastron est également d'abord multifide avec une apophyse médiale antéricure plus forte que les suivantes, mais pas nettement séparée d'elles ; la callosité englobe ensuite les apophyses complètement en vue ventrale. Le bord médiopostérieur de l'os ne forme alors pas une courbe arrondie régulière : après un arrondi autour de l'apophyse médiale antérieure, le bord est rectiligne ou presque (suivant le degré d'étalement de la callosité) jusqu'au contact avec le xiphiplastron qui se fait par imbrication des apophyses (Fig. 69).

Les hyohypoplastrons les plus massifs ne sont pas les plus grands : BR 9031 est plus étalé et plus arrondi au bord médial-postérieur que BR 9032 qui a 2 cm de plus en largeur.

Le contact avec le xiphiplastron est conforme à celui de tous les Triouychinae.

Variations de proportions d'un individu à l'autre : par exemple, longueur minimum entre encoches axillaires et inguinales par rapport à la longueur maximum médiale hyohypoplastrale (en mm) :

BR 9048 : 3,8/14,7 = 26 %
BR 9032 : 4,2/13,8 = 31 %
BR 9031 : 3,5/11,2 = 31 %
BR 2679 : 4,3/12,5 = 34,5 %.

L'hypoplastron est plus court au fond de l'encoche inguinale que l'hyoplastron au fond de l'encoche axillaire, et plus large que ce dernier.

Xiphiplastrons : incomplets, reconstitués Fig. 69, par superposition des deux spécimens ; étant donné la variation des contours avec la croissance, on ne peut, en principe, l'utiliser comme critère de détermination spécifique : celui qui a été reconstitué est triangulaire ; cette forme correspond à celle de tous les xiphiplastrons développés de France et de Belgique (Fig. 70) et je pense qu'elle a une valeur taxonomique au niveau du genre : elle correspond à celle des espèces fossiles d'Europe aboutissant à l'actuelle *trianguis* ; toutefois cette forme se retrouve chez des espèces actuelles (*cartilagineus*) appartenant à une autre section de *Trionyx s. l., Amyda s. s.*

Reconstitution du plastron (Fig. 69).

Préplastrons sans callosité, à branches antérieures plus courtes que les postérieures mais relativement longues par rapport aux espèces actuelles d'Amérique, c'est-à-dire longues comme chez *trianguis*, écartées l'une de l'autre dans le cas des spécimens BR 9045 et BR 9046 (Fig. 69) mais proches ou jointives à la base dans le cas des spécimens BR 9047 et BR 9061, comme occasionnellement chez *T. trianguis* (MNHN 1887-837). Epiplastron à contour antérieur arrondi, branches moyennement écartées par rapport aux divers types morphologiques d'espèces actuelles et callosité peu développée.

Hyohypoplastrons à callosités suffisamment développées pour englober les apophyses, mais laissant une grande fontanelle losangique entre eux et l'épiplastron et une fontanelle triangulaire entre eux et les xiphiplastrons.

- Xiphiplastrons triangulaires jointifs sur la ligne médiane. Encoches axillaires et inguinales relativement profondes.

b. — *Vertèbres.*

Les deux vertèbres caudales conservées sont opisthocoeles. Les cervicales 3e, 4e et 7e sont opisthocoeles comme chez les espèces actuelles, la 7e ayant un double condyle antérieur comme chez certains individus de *trianguis*, et une double cavité postérieure comme chez tous les *Trionyx* s. l. ; la 8e a un double condyle convexe antérieur et une pointe postérieure, comme chez les genres actuels.

c. — *Membres et ceintures.*

Les restes conservés sont comparables à ceux des espèces actuelles. Les restes de pubis sont trop fragmentaires pour que l'on puisse juger le degré d'extension du processus latéral, lequel semble toutefois moins développé que le corps médian antérieur (R 1988), comme chez *T. trianguis.*

d. — *Crâne et mandibule.*

Maxillaire : deux restes, Pl. XIII fig. 8 et 9-10, provenant de crânes de 80 à 100 mm de longueur :

| | Longueur entre l'extrémité antérieure du maxillaire et celle du jugal, juste au-dessous du point de départ de l'arcade jugale | hauteur au-dessous de l'orbite |
|---|---|---|
| BR 9072 | 33 mm | 11 mm |
| BR 9071 | supérieure à 31 mm | 14 mm |

Source : MNHN, Paris

Les deux fragments se complètent en grande partie : ventralement, grâce à BR 9072 (Fig. 9) on a presque tout le contour du foramen intermaxillaire, tout le contact avec le prémaxillaire et le degré d'inclinaison du sillon palatin antérieur ; grâce à BR 9071 (Fig. 8) on a le bord dorsal de la choane droite et le contact avec le palatin et le ptérygoïde. Dorsalement, BR 9072 est complet (vue latérale Fig. 10).

Vue ventrale : ces deux éléments permettent de reconstituer le museau (Fig. 71, voir légende Fig. 73).

Les prémaxillaires (fusionnés) séparaient les maxillaires ; leur bord inférieur relativement mince était vertical et non incliné vers l'arrière ; le contour du museau ne pouvait pas être trapézoïdal mais arrondi. Les surfaces triturantes étaient un peu dilatées vers l'arrière mais relativement moins que sur les deux autres crânes de *Trionyx* fossiles de France, Fig. 72 et 73. Comme chez ceux-ci le foramen intermaxillaire était grand et les choanes petites, d'après le point antérieur conservé de la suture palatin-maxillaire de BR 9071 ; d'après ce qui en reste, le sillon palatin devait être peu profond, à section en V très ouvert et à bords parallèles dans la région antérieure ; contrairement aux deux autres crânes figurés, le bord médial du bec pouvait toucher en un point la choane et la crête médiale est marquée et tuberculée seulement en avant des choanes. L'écartement des deux maxillaires n'est pas connu ; avec la croissance, le museau devenait particulièrement large à l'arrière, d'après les restes de mandibules.

Vue latérale : Pl. XIII fig. 10 ; la narine externe est orientée vers le haut et l'avant, et semble relativement grande (par rapport au crâne d'Artenay, Fig. 29) ; l'espace antéorbitaire, distance minimum entre l'orbite et la narine externe (10 mm) est au moins aussi long que celle-ci ; du bord de l'orbite, on n'a que la partie antérieure à la suture jugal-maxillaire ; entre celle-ci et la suture maxillaire-préfrontal on a 8 mm (en projection verticale comme pour le précédent) ; on peut estimer que l'espace antéorbitaire n'est pas plus court que le bord latéral de la narine et que l'orbite est au moins aussi longue que cet espace.

Face supérieure : conformément à *Platypeltis spinifer* (voir Albrecht, 1967) on voit : sur le plancher de l'orbite, le foramen supramaxillaire ; dans la fosse nasale, le *foramen alveolare superius* : il est situé à la base du processus descendant préfrontal près de l'orbite chez BR 9072, et un peu en avant de cette base chez BR 9071.

Mandibule :

Spécimens : deux parties antérieures de dentaire droit avec toute la surface triturante : l'un est cassé longitudinalement à la symphyse (BR 9075), l'autre l'est un peu au-delà de l'autre branche (BR 9073) ; deux spécimens comportant les deux dentaires fusionnés, brisés postérieurement à l'emplacement du coronoïde, dont le plus complet (BR 9059) est figuré Pl. VIII fig. 1 ; l'autre (BR 9074), le plus petit, correspond par ses dimensions au museau reconstitué Fig. 71.

Mesures en mm et rapports de proportions : voir tableau 8 et comparer au tableau 9, p. 191-192.

Morphologie (Pl. VIII fig. 1 et 2).

En vue dorsale : le contour antérieur arrondi, la largeur antérieure et la longueur modérée de la symphyse, enfin la crête sagittale rappellent la morphologie de certaines espèces actuelles, comme *formosus*, Pl. VII fig. 5, *cartilagineus* adulte et *gangeticus*. De chacune, la mandibule de Berru se distingue par un des points suivants : la concavité médiale où s'élève la crête sagittale est faible et ne ressort que par le fait que les deux bords médiaux des surfaces triturantes sont marqués d'une crête qui se prolonge vers l'avant, isolant la région symphysaire des concavités latérales profondes, creusées dans chaque surface triturante ; la crête sagittale est faible. La symphyse paraît courte parce qu'elle est trapue ; le rapport de sa longueur à la longueur de la surface triturante, de l'ordre de 55 à 56 %, montre qu'elle est longue, comparée aux espèces actuelles telle *triunguis* (MNHN, A 5242, 51 %) et *gangeticus* (MNHN, 1887-838 : 40 %) ; les deux spécimens plus grands que celui représenté Pl. VIII fig. 1 sont plus émoussés mais il semble que la crête sagittale s'atténue avec l'âge ; avec la croissance, en outre, la largeur de la surface triturante augmente plus que la longueur.

En vue latérale (Fig. 2) la fosse dentaire externe est nette et le *foramen dentofaciale majus*, plus ou moins gros, est présent à l'avant. Le bord ventral des branches dentaires est ourlé sous les fosses dentaires externes et forme un léger angle avec le bord ventral des dentaires, sous les surfaces triturantes, lequel bord s'incline vers le bas.

Du côté médial, la structure est conforme à celle des *Trionyx* actuels, en ce qui concerne le *sulcus cartilaginis meckelii* et la position du *foramen alveolare inferius*.

Remarques : il y a des variations individuelles ; ainsi le spécimen BR 9075 est un peu plus élevé à l'arrière de la surface triturante que le spécimen figuré (rapport 2/3 du tableau 8).

Du fait de l'accroissement en largeur de la surface triturante, le contour de la mandibule du plus grand spécimen était plus proche de celui du spécimen de l'Yprésien figuré Pl. XIII fig. 5, c'est-à-dire plus dilaté à l'arrière et plus allongé à la symphyse. Corrélativement, le contour du museau devait se rapprocher avec l'âge de celui du spécimen d'Avenay (Pl. XI fig. 2) plus large vers l'arrière.

Source : MNHN, Paris

5. — COMPARAISON.

D'après l'homogénéité morphologique des spécimens de Cernay, je considère qu'une seule espèce de Trionychinae y était représentée. Les caractères résumés en tête de chapitre ne sont pas suffisants pour établir une diagnose de l'espèce mais ils permettent de supposer qu'elle est distincte des espèces du Sparnacien et du Cuisien de France étudiées plus loin.

En ce qui concerne les spécimens d'Europe révisés, les gisements belges d'Orp, Leval et même d'Erquelinnes contiennent peut-être du matériel paléocène de *Trionyx*; à côté de *Palaeotrionyx*, se trouvent des restes de petites carapaces de Trionychidae. À Orp les restes sont insuffisants; à Leval une petite carapace dorsale (sans la nuchale, 180 mm de longueur) également sans préneurale, à huit paires de pleurales et sept neurales, est dépourvue de bourrelets longitudinaux et suffisamment ossifiée pour être un adulte. Sa décoration est différente de celle des carapaces de Cernay; très petites cupules et bourrelets relativement étroits. On ne peut dire s'il s'agit d'une espèce différente de celle de Cernay, faute d'éléments crâniens. Il en est de même pour les restes provenant d'Orp, à décoration analogue à celle de Leval.

À Dormaal (coll. I.R.Sc. N. B.), toujours en Belgique au Sparnacien inférieur, se trouvait également un petit Trionychidé indéterminable, à fine décoration plus proche de celle de Cernay que de celle de Leval.

On a vu que le crâne de Cernay est très incomplet et de ce fait il est difficile de les comparer avec les espèces *T. sylvestris* Walker et Moody du Sparnacien d'Angleterre et *T. michauxi* n. sp. du Cuisien de Mancy (Marne) qui seront étudiées plus loin; le contour reconstitué du museau s'apparenterait plutôt à celui de la première qu'à la seconde; la mandibule avec sa crête symphysaire, si légère soit-elle chez l'adulte, s'écarte de celle que l'on a trouvée dans l'Yprésien de la Marne et qui a pu appartenir à *T. michauxi*.

Restent deux points de comparaison : la décoration et le plastron.

— La décoration à Cernay n'est pas la même que celle des spécimens de la Marne : au Sparnacien, les sillons et les cupules (rares) sont plus vastes et les bourrelets plus larges, comme à Erquelinnes en Belgique; au Cuisien, la décoration est encore plus grossière et plus épaissie qu'à Cernay.

— Le plastron : aucun plastron complet n'est connu au Sparnacien et au Cuisien de la Marne; les éléments conservés sont du type morphologique de celui d'Erquelinnes, mises à part la décoration et l'épaisseur en ce qui concerne ceux du Cuisien. J'ai figuré celui d'Erquelinnes (déterminé au Musée de Bruxelles comme *Trionyx henrici*, espèce mal définie du Hordwell anglais ce qui ne peut être admis) Fig. 70 et Pl. IX fig. 5. On voit (Fig. 70) qu'il est comparable à celui de Cernay pour les caractères généraux et qu'il s'en distingue par des détails : 1°) par les branches antérieures préplastrales plus massives et épaisses; 2°) par l'arrondi en U de l'épiplastron; 3°) par la profondeur moindre des encoches axillaires; 4°) par l'arrondi du bord postéromédial de l'hypoplastron; 5°) par les xiphiplastrons plus larges, peut-être par suite d'une variation individuelle. On verra que ce type de plastron se retrouve tout au long de la stratigraphie en France et qu'il est conforme, à certains détails près, à celui de l'actuel *Trionyx triunguis*, lequel est lui-même proche de celui des formes d'Amérique du Nord (*Platypeltis*), *Trionyx* s. s. ayant gardé, comme *Platypeltis*, de nombreux traits du plastron primitif.

Les détails mentionnés prennent alors de l'importance et notamment la profondeur constante des encoches axillaires à Cernay. À cause de ce caractère et de la décoration, je ne peux réunir le spécimen d'Erquelinnes et ceux de Cernay dans une même espèce. En l'absence de crânes complets je préfère ne pas nommer l'espèce de Cernay que je place dans le genre *Trionyx* s. s. grâce au type de plastron et aux quelques éléments fournis par le crâne et la mandibule.

Je pense que ce genre a évolué au cours du Paléogène et, qu'en l'absence de squelettes plus complets à Cernay-Berru, il est difficile de distinguer les caractères spécifiques et génériques.

Source : MNHN, Paris

## B. — Eocène inférieur du Bassin Parisien.

### 1. — Introduction.

Le matériel yprésien est entièrement fragmentaire et le nombre d'espèces est difficile à donner. On a vu la présence de *Palaeotrionyx* à côté de *Trionyx* et la difficulté qu'il y a à distinguer les deux genres sur des pièces incomplètes, difficulté accrue par la ressemblance des décorations. En outre le Carettochelyidé *Allaeochelys* est également présent avec sa décoration trionychoïdienne ; ainsi les pièces des figures 4, 5 et 6 de la Pl. XVI sont difficiles à déterminer ; la Fig. 4 représente une pleurale d'*Allaeochelys* du Cuisien de Mancy, identique par sa décoration à celle d'*Allaeochelys parayrei* du Castrais (Fig. 1), et proche de celle du *Trionyx* de la Figure 3 (Sparnacien de Mutigny) dont elle ne se distingue que par les proportions différentes d'épaisseur ; la Figure 6 montre encore un spécimen de *Trionyx* (Cuisien de Mancy) dont la décoration est très particulière par l'absence presque totale de bourrelets, ce qui pourrait être le fait d'un *Allaeochelys* ; mais l'absence de suprapygale à l'arrière montre que ce n'en est pas un. Finalement très peu de pièces ont pu être déterminées ; c'est le cas du crâne de Mancy, déjà décrit par Michaux, 1973 sous le nom de *Trionyx* cf. *bruxelliensis*, dont j'ai fait le type de *T. michauxi* n. sp. Je donnerai donc d'abord une sorte de catalogue des spécimens puis je les décrirai, dans l'ordre de la stratigraphie. Les gisements sont représentés par des points numérotés sur la Fig. 50 ; ils appartiennent tous à la région 1 de la Fig. 49.

### 2. — Catalogue du matériel yprésien.

a) *Sparnacien.*

— Mutigny (Marne), point 20, niveau Sparnacien le plus bas dans la région. MNHN, récoltes Russell 1961-05 et Collection Louis. Produits de lavage de sédiments, matériel fragmenté ; quelques individus juvéniles à adultes, représentés par des dizaines de morceaux de nuchales, pleurales, neurales, hyoplastrons, hypoplastrons, scapulas. Les pièces les plus complètes sont :

1°) deux hypoplastrons gauches : MU 9327 (Pl. X fig. 20) adulte, provenant d'un plastron d'au moins 300 mm de large et un spécimen juvénile provenant d'un plastron de 160 mm de large environ ;

2°) le fragment de carapace de la Pl. XVI fig. 5, MU 9330 mentionné ci-dessus.

— Avenay (Marne), point 12, niveau plus récent.

MNHN, récoltes Russell et collection Louis. Produits de lavage de sédiments, matériel fragmenté. Plusieurs dizaines de pièces de pleurales, nuchales ; 30 neurales ; deux hypoplastrons et un hyoplastron fragmentés juvéniles ; quatre hypoplastrons adultes cassés ; un fémur et un humérus droits partiels ; un fragment de maxillaire (AV 9184) et un de dentaire droit (AV 9200).

— Ay (Marne), point 10, niveau imprécis par rapport aux deux précédents.

MNHN, collection Lemoine : parmi les centaines de pièces de cette collection, beaucoup proviennent sans doute de cette localité ; seuls deux éléments de *Trionyx* en portent la mention dont un fragment latéral d'hyohypoplastron AL 9208.

b) *Limite Sparnacien-Cuisien.*

— Condé-en-Brie (Aisne), point 17.

MNHN, récolte Russell, 1967. Une vingtaine de fragments de pleurales ; cinq neurales, un fragment médial d'hypoplastron droit et un d'hypoplastron ; une apophyse d'hypoplastron ? D'après leur décoration ces pièces se rapprochent de celles du Sparnacien.

— Broyes (Marne), point 21, près de Sézanne.

MNHN, récolte Russell. Quelques fragments de carapace dorsale dont une pleurale 1 ; deux fragments de plastron et un fragment d'humérus droit.

c) *Cuisien.*

— Grauves (Marne), point 24.

MNHN, récolte Russell, 1968 et coll. Louis. Produit de lavage de sédiment principalement. Environ soixante pièces fragmentaires, la plupart de pleurales, quelques-unes de nuchales, plusieurs de neurales ; quatorze fragments de plastron dont deux latéraux d'hypoplastrons droits et un médial d'hyoplastron gauche ; un coracoïde ; deux restes de fémurs droits et deux de scapulas. Certains spécimens de plaques appartiennent soit à *Trionyx* soit à *Palaeotrionyx*.

— Mancy (Marne), point 26.

MNHN, coll. Louis, six à huit fragments de pleurales (éventuellement présence de *Palaeotrionyx*) ; une neurale ; un hyoplastron droit ; un coracoïde partiel.

Source : MNHN, Paris

UM 2, récolte Michaux. Un crâne, holotype de *Trionyx michauxi* n. sp., UM 3488 (MCY 1) ; cinq fragments de pleurales ; un xiphiplastron gauche.

– Monthelon (Marne), point 27.

MNHN, collection Louis : deux fragments de pleurales ; un hyoplastron gauche et un droit ; un fémur gauche.

– Cuise-Lamothe (Oise), point 23.

IRScNB : quelques fragments de pleurales et un d'hypoplastron.

MNHN : collection Saint-Marceaux, 1872-130 : quatre fragments de pleurales.

d) *Yprésien : localités diverses non précisées.*

– Cuis (Marne), Cuisien probable.

MNHN, collection Lemoine, 1897-15 : sept fragments de pleurales ; un fragment de plastron ; deux fragments de scapula ; une mandibule, *T. michauxi*? Pl. XIII fig. 5, mentionnée in De Stefano, 1902a, Gaudry, 1903, Portis, 1903.

– Agéen Lemoine : Cuisien des Sables à Unios et Térédines, Sparnacien et Thanétien du conglomérat de Cernay éventuellement, Marne.

MNHN, collection Lemoine : plusieurs centaines de pièces de tous éléments de *Palaeotrionyx* et de *Trionyx*.

– Environs d'Épernay (Marne), point 19.

MNHN, collection Molez, 1937-499 : deux fragments de pleurales.

– Bassin Parisien, provenance imprécise.

MNHN : Cuis, Cuise-Lamothe ou Muirancourt? : deux fragments de crâne dont un carré Pl. XIII fig. 6-7, probablement de Cuis ; une vingtaine de pleurales ; un fragment de dentaire droit (de Cuis?)

Œuvres-et-Valsery (Aisne), point 14, ou Damery (Marne), point 13? (mélange d'étiquettes de collection) : huit fragments de pleurales.

## 3. – Description du matériel yprésien.

*Trionyx* sp., AU SPARNACIEN ET À SA LIMITE AVEC LE CUISIEN :

### a) *Matériel de Mutigny, Avenay et Ay.*

*Trionyx* sp. : pas de détermination possible. Présence d'une ou plusieurs espèces, probablement différentes de celle de Cernay dont l'une identique à celle d'Erquelinnes (Belgique). Relations possibles avec *Trionyx sylvestris* Walker et Moody, 1974, des Blackheath Beds d'Abbey-Wood (Kent, Angleterre) et *T. michauxi* n. sp. du Cuisien de Mancy.

#### Carapace dorsale.

Décoration : beaucoup plus hétérogène que celle de Cernay :

– Petits spécimens (provenant de carapaces de 150 à 200 mm de longueur) : bourrelets larges et bas à crête arrondie fractionnés et granulés (sillons confluents) ou reliés en réseau de cupules à lumière réduite.

– Autres spécimens : 1°) gros bourrelets bas, plus ou moins confluents (cupules), larges, dilatés ou interrompus par places en grosses granulations émoussées tels AV 9182, Pl. X fig. 3, à sillons assez larges, et MU 9330, Pl. XVI fig. 5, à sillons réduits. Cette décoration est celle que l'on trouve le plus fréquemment au Cuisien et l'on pourrait l'attribuer à *Trionyx michauxi*.

2°) bourrelets étroits à crête plus aiguë, éventuellement fractionnés en granulations, laissant entre eux des sillons larges ; c'est une décoration plus proche de celle de Cernay que de celle du Cuisien.

Des variations entre ces deux « types » sont fréquentes à Avenay (Pl. X fig. 6) et à Mutigny (Pl. X fig. 7).

D'une façon générale, les sillons sont d'autant plus larges que l'on est près du pourtour de la carapace dorsale.

À Mutigny et à Avenay un certain nombre de pièces épaisses présentent une décoration un peu particulière que l'on retrouve sur de nombreux spécimens de la collection Lemoine ; les cupules nombreuses ont des parois minces et aiguës et le tout est strié et comme érodé. Plusieurs de ces fragments pourraient appartenir à *Palaeotrionyx*. Aucune carapace dorsale entière n'étant conservée, on ne peut savoir si un seul spécimen comportait plusieurs types de décoration, ce qui est probable par comparaison avec d'autres gisements.

#### Plastron.

Décoration plus fine que celle des carapaces dorsales, comme toujours, et variant d'un bout à l'autre d'un élément ; les bourrelets ont leur sommet arrondi et sont souvent confluents, ne laissant entre eux que d'étroits sillons (Pl. X fig. 16 et 20) ou de petites cupules ou fossettes ponctuelles chez les petits spécimens. La surface peut être granulée (Pl. X fig. 18).

Description.

Les petits spécimens d'Avenay et Mutigny : plusieurs fragments d'hyohypoplastrons déjà très ornés montrent un hyoplastron non écourté à l'enroche axillaire et un hypoplastron à bordure continue d'apophyses médiopostérieures ; ils doivent

Source : MNHN, Paris

correspondre aux jeunes stades des autres spécimens plus grands ; chez les espèces actuelles, les jeunes ont déjà les caractères des adultes et notamment en ce qui concerne la bordure continue d'apophyses (*triunguis*, MNHN 1944-281) où les deux lots séparés d'apophyses, dont une médiale antérieure forte (*cartilagineus*, MNHN, 1883-1810).

Les spécimens adultes : un spécimen de Mutigny (pl. X fig. 20) montre les apophyses complètement englobées dans la callosité. Les deux apophyses du processus inguinal sont d'autant plus englobées dans les callosités que le spécimen est grand : MU 9327 (pl. X fig. 20), AV 9168 (pl. X fig. 16) et AL 9208.

| | Juvénile, Mutigny | MU 9327 |
|---|---|---|
| largeur antérieure | 63 | 125 env. |
| largeur maximum | 78 à 80 | 150 |
| largeur au fond de l'encoche inguinale | 10 | 15 |

Je pense que tous les éléments du plastron appartiennent sinon à une seule espèce, du moins au seul genre *Trionyx* s. s.

### Restes de crâne et de mandibule.

Le fragment de maxillaire AV 9184, jeune, montre une surface triturante pas encore élargie et le point de départ de l'arcade jugale, amorcée au-dessous de l'orbite, d'où un profil sous-orbitaire anguleux.

Le fragment de très petite mandibule AV 9209 est juvénile d'après la longueur de la symphyse plus grande au-dessous du *sulcus cartilaginis meckelii*, qu'au-dessus. La symphyse étant cassée dorsalement on ne voit pas s'il y a une crête sagittale ; la crête latérale est présente comme à Cernay (pl. VIII fig. 1) la symphyse était plus pointue que celle de Cernay figurée, et les foramens alvéolaires sont disposés en rangée le long du bord interne du bec et en retrait sur la surface triturante.

### b) *Matériel de Condé-en-Brie.*

Les quelques éléments ne se distinguent pas de ceux d'Avenay par leur décoration et leurs proportions. Un élément d'hyoplastron est intéressant ; pour une longueur de 34 mm à la racine des apophyses médiales sortant de la callosité, son épaisseur est de 7 mm au contact médial avec l'hypoplastron. Au Mont-de-Berru, pour une longueur de 41 mm, le spécimen de la Pl. X, fig. 17 avait une épaisseur de 4 mm ; à Condé-en-Brie comme à Avenay les pièces sont donc plus épaisses et plus massives qu'à Cernay. Il en sera de même chez *T. michauxi* (voir p. 169) de Mancy.

### c) *Matériel de Broyes.*

Épaisseur forte des quelques éléments. Décoration comme à Avenay et Mutigny pour un fragment de plastron.

### d) *Première conclusion.*

Exception faite des pièces particulièrement épaisses et à décoration bourrelée comme celle des spécimens du Cuisien, tous les spécimens pourraient appartenir à une même espèce ; il est possible que ce soit la même que celle d'Erquelinnes figurée Pl. IX fig. 3 et 5, d'après la ressemblance des éléments de plastrons. Mais ce n'est qu'une présomption.

## MATÉRIEL CUISIEN COMPORTANT PRINCIPALEMENT *TRIONYX MICHAUXI* n. sp.

L'élément le mieux connu de cette époque est le crâne dont j'ai fait le type de *Trionyx michauxi* n. sp. Étant donné la présence possible de deux espèces dans les gisements cuisiens, je sépare l'étude du crâne de celle du squelette post-crânien ; toutefois, j'inclus dans la diagnose de *T. michauxi* les caractères de la carapace communs à tous les fragments cuisiens. Le crâne de *T. michauxi* sera principalement comparé à ceux des deux autres espèces fossiles d'Europe : *T. sylvestris* Walker et Moody, 1974, Yprésien inférieur d'Angleterre et *T. stiriacus* Peters, 1855 ; en ce qui concerne cette dernière, c'est sur le nouveau matériel burdigalien d'Artenay et non sur le matériel type du Steiermark que s'établira la comparaison (voir les regroupements d'espèces établis par Hummel, 1929, 1932, p. 175).

Source : MNHN, Paris

## *TRIONYX MICHAUXI* n. sp.

*Trionyx* cf. *bruxelliensis*, *in* Michaux, 1973.

*Diagnose.*

Espèce à museau large et bord médial du bec étalé jusqu'à la ligne médiane du sillon palatin antérieur; les deux côtés du bec se joignent sur environ la moitié antérieure du sillon, dont ils laissent libre la partie médiane postérieure; celle-ci est enfoncée en un profond second sillon, s'étendant de part et d'autre des choanes, à section en V aigu.

Carapace à décoration grossière dont les bourrelets sont épais et arrondis. Encoche axillaire peu marquée chez l'adulte.

*Localité type et horizon stratigraphique.* Mancy, Cuisien, formation des Sables à Unios et Térédines.

*Matériel.*

Holotype : UM 2 3488 (MCY 1) : crâne figuré *in* Michaux 1973 Fig. 1 et ici Pl. XI fig. 1-3 et Fig. 72.

Paratypes présumés : fragments de pleurales UM 2, MCY 2 et MCY 3 *in* Michaux, 1973, Fig. 2; un xiphiplastron UM 2. MNHN : fragments de pleurales et de plastrons dont MA 9273.

Spécimens rapportés à l'espèce : MNHN, MT 9232 à 9236, Montheloi, même formation; GR 9303 à 9305 et 9307-9308, Grauves, même formation. Nombreux fragments des Sables à Unios et Térédines, cuisiens.

*Caractères généraux.*

Espèce définie sur un crâne de 106 à 108 mm de long (104 conservés), massif, à boîte crânienne élevée, à museau long (environ 39,5% de la longueur et 66,5% de la largeur du crâne) et large (environ 59,3% de la longueur du crâne), à palais fortement concave médianement en arrière du vomer et latéralement aux surfaces triturantes concaves postérieurement, un bourrelet oblique de chaque côté séparant la concavité médiane des deux concavités latérales.

Morphologie palatine du type *triunguis* à grand foramen intermaxillaire éloigné d'au moins une fois sa longueur des choanes petites (7 à 12% de la longueur du museau). Surfaces triturantes très élargies (144% de la longueur du maxillaire) de type broyeur probablement conchyophage, s'accompagnant d'un épaississement des maxillaires en-dessous de l'orbite, d'où un bord sous-orbitaire plat et une racine de l'arcade jugale repoussée vers l'arrière. Sillon palatin antérieur recouvert presque totalement par le bec corné, à bords convergeant à partir de l'arrière puis parallèles en avant des choanes, à section en V très large, obtus, sauf à l'arrière dans la partie non recouverte par le bec où il est très enfoncé, en un second sillon à section en V très aigu (le vomer repoussé au fond de ce dernier); bord médial du bec ne touchant pas le bord des choanes, crête médiale non tuberculée mais assez nette (infléchissement doux des surfaces triturantes dans le sillon palatin).

Orbites longues par rapport au crâne (environ 20% de sa longueur) et un peu allongées (leur longueur atteignant environ 105 et 115%, respectivement, de leur hauteur). Espace interorbitaire relativement large (environ 15% de la longueur du crâne et entre 72,5 et 76% de la longueur des orbites). Espace antéorbitaire intermédiaire entre la longueur des orbites et l'espace interorbitaire. Certains caractères du crâne dépendent de l'âge : proportions des orbites et de l'espace interorbitaire par rapport au crâne, degré d'étalement en largeur des surfaces triturantes; d'autres peuvent être des caractères subgénériques : étalement du bec jusqu'à la ligne médiane, et vomer enfoncé dans le profond sillon étroit en arrière des bords médiaux du bec; hauteur de la boîte crânienne et pente forte de ses parois; l'origine de certains caractères n'est pas définie : forte crête postcolumellaire du carré, forme plate de la paroi sous-orbitaire (variation tenant au régime broyeur ou caractère générique?).

Carapace complète inconnue; les fragments qui sont rapportés à l'espèce ont les caractères suivants : pièces provenant de carapaces pouvant atteindre environ 300 à 400 mm de longueur, épaisses et à

Source : MNHN, Paris

décoration grossière, comportant des bourrelets larges et à sommets arrondis, pouvant être fractionnés en grosses granulations, séparant des sillons allongés, peu divisés en cupules. Décoration du plastron de même modèle mais plus fine ; granules présents par places. Hyoplastrons massifs à bord antérieur sinueux mais encoche axillaire à peine marquée. Hypoplastrons à bordure continue d'apophyses médio-postérieures. Xiphiplastrons triangulaires, le seul subadulte complet étant plus large et pas encore développé jusqu'à la ligne médiane, pour 60 mm de longueur médiane.

*Description du crâne.*

Le crâne de *T. michauxi* présente tous les caractères du genre *Trionyx* s. l. et plus particulièrement certains que l'on trouve chez *T. triunguis*, d'où la définition de *Trionyx* s. s. ; quelques particularités du museau le rapprochent des deux crânes fossiles d'Europe : *T. sylvestris* Walker et Moody, 1974 et *T. stiriacus* s. l. d'Artenay étudié en détail plus loin dans ce travail.

Parmi les auteurs qui ont particulièrement étudié le crâne des Tortues en général et celui des *Trionyx* en particulier, citons : Siebenrock (1897, crâne des Tortues) ; Ogushi (1911, *Trionyx sinensis*) ; Loveridge et Williams (1957, *T. triunguis*) ; Albrecht (1967, foramens artériels du crâne de *T. spinifer*) ; Gaffney a publié (1972) un glossaire pour les éléments du crâne des Tortues.

Figuration : Michaux (1973) Fig. 1 : dessin des faces dorsale, ventrale et latérale gauche ; dans ce mémoire : Pl. XI fig. 1, 2 et 3 : faces dorsale, ventrale et latérale gauche ; reconstitution de la face ventrale Fig. 72.

— État du crâne.

Font défaut : le bord supérieur de la narine, les bords du foramen intermaxillaire, une partie des bords des choanes (vomer et palatins), une partie des arcades jugales, le bord postérieur des ptérygoïdes, les ailes squamosales et opisthotiques, la crête supraoccipitale et les parois du *foramen magnum*.

On peut reconstituer le contour des choanes et du foramen intermaxillaire avec une marge d'incertitude minime (environ 2 mm) quant à leurs proportions.

— Morphologie et comparaison (voir mesures tableaux 9, 10 et 11, p. 192-194).

Je rappelle après Michaux (1973) que le crâne a des os épais et un aspect trapu et massif, que le museau paraît court, large et plongeant ; la boîte crânienne est élevée ; la section transversale en arrière des orbites a un contour dorsal en arc de cercle ; le bord inférieur du maxillaire est large et épais, oblique vers l'extérieur et non vertical.

La narine, dont le bord supérieur manque mais dont le contour peut être approximativement reconstitué grâce à l'extrémité antérieure conservée de la suture préfrontal-maxillaire, était oblique vers l'arrière et le haut et à 1 ou 2 mm près, presque aussi longue que les espaces antéorbitaires et sous-orbitaire, tous trois étant moins longs que l'orbite mais plus longs que l'arc postorbitaire. L'espace entre cet arc et le prootique, constituant le lieu de réunion des « fosses temporales » supérieure et inférieure, est un triangle à bords courbes (Pl. XI fig. 1).

— Face palatine.

Le foramen intermaxillaire est reconstitué grâce aux os environnants : on a la suture prémaxillaire-maxillaire gauche, puis le maxillaire est brisé en biseau jusqu'à un point où parvenait la limite antérieure du sillon palatin et qui est certainement un point marginal du foramen ; en arrière et de l'autre côté, le bord du maxillaire est très mince et montre qu'on est très près du bord postérieur du foramen.

Les choanes : à droite on voit le bord du palatin qui limite la choane droite ; il est complet d'après l'amincissement progressif de cet os vers l'avant, à 2 mm près, au maximum. Le vomer est perdu mais sa suture avec le maxillaire est bien conservée ; la largeur de cette suture montre que le vomer ne pouvait pas être plus large que 5 mm et probablement avait-il 3 mm de large ; la partie visible de chaque choane en face ventrale était donc longue de 5 mm maximum et large de 3 mm ; probablement 3 × 3 mm.

La Fig. 72 représente donc une reconstitution s'appuyant sur une base solide.

À partir de la reconstitution de la Fig. 72 on voit les caractères du crâne communs à tous les *Trionyx* apparentés à *triunguis* : foramen intermaxillaire ovale plus grand que les choanes, éloigné d'elles d'au moins une fois sa longueur ; vomer petit, non prolongé antérieurement entre les maxillaires ; sillon palatin antérieur à bords convergents puis parallèles en avant des choanes, surface triturante s'infléchissant

Source : MNHN, Paris

chissant dans le sillon palatin de façon nette, mais douce ici (sans crête marquée), section en V très large du sillon antérieur, bords médiaux du bec écartés du bord des choanes.

Les différences que comporte le crâne de *T. michauxi* par rapport à *T. triunguis*, mais que l'on retrouve chez *T. sylvestris* et *T. stiriacus* d'Artenay, sont les suivantes : les deux bords médiaux du bec corné ont tendance à se rapprocher et à se joindre sur la ligne médiane entre le foramen intermaxillaire et le vomer ; la jonction est amorcée chez l'espèce anglaise, réalisée à moitié ici et totale chez l'espèce d'Artenay. Toutefois, même chez celle-ci, les bords médiaux du bec ne parviennent pas jusqu'au bord des choanes ; chez les trois espèces fossiles, le sillon palatin est plus pentu dans sa partie libre, formant en avant des choanes un second sillon, profond, en arrière du premier, au fond duquel se trouve enfoncé le vomer ; ce second sillon est d'autant plus long que la jonction des bords médiaux est partielle et, en vue ventrale, ses bords latéraux forment dans le plan du palais un V de chaque côté des choanes.

Chez *T. michauxi*, la jonction des bords médiaux du bec ne s'est réalisée que sur la moitié de la distance entre foramen intermaxillaire et vomer, et le sillon profond, à section en V aigu (tectiforme) a en outre un diverticule antérieur médian.

Les surfaces triturantes sont très élargies à l'arrière chez les trois espèces fossiles, et de celle d'Angleterre à celle d'Artenay ces surfaces s'élargissent antérieurement ; notons toutefois que le crâne de *T. sylvestris* (86 mm) est plus petit que celui de *T. michauxi* (106 mm), sans que l'on sache s'il s'agit d'un individu jeune encore (et l'on sait que les surfaces triturantes s'élargissent avec la croissance, voir à Cernay, tabl. 8) ou d'âge comparable à celui de Mancy ; quoi qu'il en soit, le museau, encore triangulaire chez *T. sylvestris*, est relativement plus large et arrondi chez *T. michauxi* puis encore plus chez *T. stiriacus*, où il est presque semi-ovale. Chez *T. triunguis* de type broyeur figuré par Cray, 1873 sous le nom de *Fordia africana* et par Loveridge et Williams, 1957, le museau a également des surfaces triturantes très élargies et les bords médiaux du bec sont très étalés dans le sillon palatin ; plus que chez les spécimens non broyeurs mais moins que dans les trois espèces fossiles ; chez les spécimens broyeurs de *triunguis* il reste toujours, comme chez les spécimens non broyeurs, une bande médiane libre, plus profonde que les portions latérales recouvertes par le bec, mais plus large et paraissant moins profonde que chez *T. sylvestris*. *T. michauxi* se distingue encore de *T. sylvestris* par la profondeur des concavités postérieures des surfaces triturantes et celle des sillons palatins postérieurs ; la partie palatino-ptérygoïdienne du palais est également plus fortement concave entre ses bords latéraux épais ; entre chaque surface triturante et la région médiane concave palatino-ptérygoïdienne, le bourrelet, situé à la limite postérieure du bec et à la suture du maxillaire avec le palatin et le ptérygoïde, est également épais.

— Face latérale.

La paroi sous-orbitaire est plate du fait de l'étalement vers l'extérieur des bords inférieurs maxillaires, éclatement consécutif à la dilatation des surfaces triturantes. Il en est de même chez *T. sylvestris* et *T. stiriacus*, et les grands spécimens de *T. triunguis* de type broyeur. Walker et Moody, 1974 ont bien rendu cet effet par les sections transversales du maxillaire sous le centre des orbites (Fig. 3) chez plusieurs espèces actuelles, mais leur spécimen de *triunguis* sectionné ne devait pas être un grand individu du type broyeur (voir la Fig. 33 de Loveridge et Williams, 1957). Consécutivement à l'étalement des maxillaires le tubercule inférieur de l'arcade jugale est fort chez *T. michauxi* comme chez *T. stiriacus* ; Villiers (1958) le notait déjà à propos du régime broyeur de *triunguis*. Il semble que ce soit aussi cette adaptation qui entraîne le développement en hauteur du maxillaire aux dépens du bord inférieur de l'orbite ; la suture maxillaire-jugal parvient alors vers le milieu du bord orbitaire inférieur et non vers l'arrière.

Walker et Moody signalent que la surface latérale du carré est moins concave chez *T. sylvestris* que chez les espèces actuelles ; je pense qu'il s'agit de la paroi antéroinférieure du *cavum tympani* (en avant et en-dessous du foramen collumellaire) ; il en est de même chez *T. michauxi* et *T. stiriacus*, fossiles, et *T. triunguis* actuel. Chez *T. michauxi* le *processus articularis* du carré est plus dégagé par rapport au *cavum tympani* et au ptérygoïde que chez *T. sylvestris*, *T. stiriacus* et *T. triunguis* ; c'est un caractère variable chez les *Trionyx* actuels, mais ce processus est tout de même moins long que chez

Source : MNHN, Paris

toutes les espèces actuelles examinées autres que *triunguis*, compte tenu de l'épaisseur particulière de ses os.

— Profil.

On a déjà mentionné le bombement dorsal du crâne de Mancy en arrière des orbites ; comme chez *T. sylvestris*, *T. stiriacus* et plusieurs spécimens de *triunguis* et *sinensis* examinés, la section transversale à ce niveau forme dorsalement un arc de cercle (Walker et Moody Fig. 2) contrairement à d'autres spécimens de *triunguis* et d'autres espèces actuelles ; la forte pente des parois latérales et la boîte crânienne signalée pour l'espèce anglaise est également le fait de *T. michauxi* et dans une moindre mesure de *T. stiriacus* d'Artenay.

— Comparaison des proportions du crâne (voir tableaux 9 et 10).

Il n'est pas possible sur un seul spécimen de mesurer l'effet des variations individuelles ; sachant que le régime broyeur transforme la morphologie du museau (*triunguis*, *sinensis*) chez les actuels, sachant que *T. michauxi* a été trouvé dans les sables à Unios et Térédines, c'est-à-dire dans un environnement riche en coquilles (voir Michaux, 1973), on ne peut pas accorder beaucoup d'importance à certaines proportions du museau ; l'élargissement du museau avec l'âge et avec le régime éventuellement, s'accompagne en plus d'une courbure plus forte vers l'avant chez les individus broyeurs où le museau devient plongeant (*sinensis*), ce qui modifie les proportions. Ceci dit, on peut toutefois signaler que le régime n'explique pas tout dans le cas des trois crânes fossiles et donner quelques proportions à leur sujet :

| | | *michauxi* | *stiriacus* | *sylvestris* |
|---|---|---|---|---|
| rapport | largeur maximum du museau au bord ventral postérieur des maxillaires / longueur du maxillaire jusqu'à la suture avec le jugal à la racine ventrale de l'arcade jugale | 144 % | 148 % | 146 % environ, d'après photo |

Ce rapport varie de 100 à 120 % chez *T. triunguis* non broyeur (aucun spécimen broyeur mesuré) ; il est de 100 % pour un *T. ferox* (MNHN, 1943-123) qui a un dilatement des surfaces triturantes ; de 129 % chez un *T. cartilagineus* (MNHN A 9390) grand et dilaté à l'arrière ; de 120 à 136 % chez *gangeticus* à surfaces triturantes spécifiquement larges, mais non dilatées.

Or si l'on mesure le museau non pas à la largeur des surfaces triturantes mais à la largeur entre les racines ventrales de l'arcade jugale à la suture maxillaire-jugal, et qu'on la rapporte à la longueur du crâne, le rapport est de 59,3 % (environ 60) à Mancy, de 64 % et 60 % à Artenay (deux spécimens), ce qui représente des crânes à museau réellement large par comparaison avec les spécimens actuels, comme chez le grand *cartilagineus* (MNHN TTR 3, 110 mm de longueur du crâne, rapport 60 %), le plus large de tous les actuels examinés, plus large que ses congénères et que *gangeticus* (51 à 56 %) qui vient ensuite et plus que chez *triunguis* (42 à 50 %).

D'autre part le museau n'est pas particulièrement court par rapport à la longueur du crâne : environ 38 à 40 % par estimation chez *T. michauxi*, comme chez *T. stiriacus* (39 % et 38 %) ; c'est-à-dire comme chez *T. triunguis* (38 à 42 %) et *Platypeltis* (37-40 %) ; il est un peu plus long que chez *T. cartilagineus* qui n'atteint pas 38 % et surtout que *gangeticus* qui n'atteint pas 37 %.

Ces différences peuvent paraître insignifiantes, mais à mes yeux elles montrent qu'un crâne qui paraît à première vue large au museau et court, est effectivement large mais pas court.

Une autre particularité des crânes fossiles de France, évidente elle, est la petitesse des choanes, plus que chez l'espèce actuelle *triunguis* qui les a un peu plus grandes que *T. sinensis*. Chez *T. michauxi*

Source : MNHN, Paris

elles sont apparemment plus courtes que chez *T. sylvestris* et sont plus grandes que celles de *T. stiriacus* ; c'est-à-dire à peu près de la taille de celles du plus grand *sinensis* examiné (80 mm de longueur de crâne, longueur des choanes par rapport au museau : 10,3 %, les choanes diminuant relativement avec la croissance).

Chez *T. sylvestris* je ne sais si le bord postérieur des choanes n'est pas en-partie brisé, surtout à gauche ; si ce n'était pas le cas, cela ferait une différence spécifique supplémentaire entre les espèces *sylvestris* et *michauxi* et montrerait que ces formes sont issues d'une espèce à choanes à peine inférieures en longueur au foramen intermaxillaire (lequel est d'ailleurs peut-être moins long que la reconstitution de *T. sylvestris* ne le propose) et qu'au cours du Tertiaire les choanes ont été réduites à la suite de l'étalement des surfaces masticatrices.

La largeur de l'espace interorbitaire augmente avec l'âge ; on a ici un adulte dont le crâne atteint une longueur courante parmi les plus grands spécimens de *Trionyx* actuels, mais qui est souvent dépassée (*triunguis*, *cartilagineus*, *gangeticus*, etc...). Or le rapport de cette mesure à la longueur du crâne, de l'ordre de 15 à 16 % aussi bien chez *T. michauxi* que chez *T. stiriacus*, excède celui du plus grand actuel mesuré (*T. triunguis*, 140 mm de longueur de crâne, rapport 13,5 %) et n'est égalé que par le spécimen d'*hurum* plus petit (79 mm, 15,8 %) ; ce n'est donc pas l'espace le plus large de tous les *Trionyx*, mais il est tout de même important, et c'est un caractère particulier à la section de *Trionyx* s. s. comprenant les deux fossiles de France. Je pense qu'il en est de même chez *T. sylvestris* d'après les photographies et chez la plupart des crânes de *Trionyx* s. s. d'Europe.

Les proportions des orbites varient avec la croissance par rapport à la longueur du crâne. Leurs longueurs et hauteur ont un rapport constant avec la croissance dans l'espèce et qui varie peu d'une espèce à l'autre : 100 à 125 % chez les actuelles avec des petites variations individuelles. Chez *T. michauxi*, les orbites sont un tout petit peu plus longues (environ 110 %) que chez *T. stiriacus* (97,5 à 102 % suivant le côté et le spécimen), mais moins longues que chez les actuelles dans l'ensemble, mis à part quelques individus de diverses espèces et dont justement un grand *triunguis*

La longueur des orbites de *T. michauxi* par rapport à la longueur du crâne, rapport qui diminue avec l'âge, est de l'ordre de 20 %, ce qui, chez les *Trionyx* actuels, ne se rencontre que chez des crânes plus petits de plusieurs espèces. À longueur de crâne à peu près égale, les spécimens d'Artenay ont des orbites plus petites (17 à 18 %) ce qui chez les *Trionyx* actuels se produit chez des crânes plus grands ou plus petits ; on peut donc considérer que les orbites de *T. michauxi* sont relativement grandes, et plus que celles de *T. stiriacus*. Il semble que celles de *T. sylvestris* aient été encore plus grandes. S'il y a eu évolution directe de la forme la plus ancienne (*sylvestris*) à la plus récente (*stiriacus*), comme le montre l'étalement du bec, elle a agi dans le sens de la réduction des orbites par rapport au crâne.

— Conclusion.

L'espèce *T. michauxi* est plus proche de *T. sylvestris* que de *T. stiriacus*. Elle se distingue de celles-ci par l'épaisseur du crâne et la profondeur des concavités, caractère qui peut être individuel. Elle se distingue encore des deux autres espèces par :

— la forme du museau intermédiaire, moins triangulaire que chez la première, moins arrondie que chez la seconde ;

— les orbites et les choanes un peu plus grandes que chez la seconde ;

— la morphologie, intermédiaire entre elles deux, du sillon palatin antérieur, avec les bords médiaux du bec jointifs dans la partie antérieure de ce sillon, ce qui restreint le sillon secondaire profond à la partie postérieure ; le sillon secondaire est ainsi plus court que chez *T. sylvestris* et plus long que chez *T. stiriacus*.

### *Éléments de carapaces cuisiens, dont Trionyx michauxi.*

Le gisement de Mancy a fourni de nombreux restes de carapaces ; j'ai déjà mentionné la présence possible de *Palaeotrionyx* dans ce gisement et la difficulté de reconnaître ce qui revient à *T. michauxi*. J'ai intégré à la diagnose de celle-ci les caractères des pièces qui n'appartiennent sûrement pas à *Palaeotrionyx*. Je donne maintenant la description des spécimens de carapace de Mancy ainsi que de ceux d'autres gisements Cuisiens du Bassin Parisien.

Source : MNHN, Paris

1°) Cisements de Mancy, Monthelon, Crauves (Pl. X) (Cuisien).

Les fragments de carapace sont particulièrement épais, la décoration est homogène dans l'ensemble et conforme à celle d'une partie des spécimens sparnaciens : bourrelets épais, longs, arrondis ; sillons étroits, cupules, éventuelles granulations épaisses.

Exemple : pleurale et neurale cuisiennes de la Pl. X fig. 4 et 5, comparables aux spécimens du Sparnacien d'Avenay et de Mutigny Pl. X fig. 3, 6, 7 et 11 et distinctes par leur décoration des spécimens de Cernay, Fig. 1 et 2, thanétiennes.

Les éléments des Fig. 8 et 12 peuvent aussi bien appartenir à un très grand *T. michauxi* qu'à *Palaeotrionyx*.

Les restes de plastron sont décorés comme ceux de la carapace dorsale : ex., hyoplastron de la Fig. 19, compte tenu de l'absence de cupules fréquente sur le plastron. Le seul xiphiplastron conservé provient de Mancy et a des bourrelets fractionnés arrondis au sommet. Des hypoplastrons, on n'a que des processus latéraux à granulations épaisses et cupules à cloisons épaisses.

Hyoplastrons et hypoplastrons : aspect massif des pièces et épaisseur notable pour leur longueur ; les restes proviennent d'individus adultes à callosités étendues. Hyoplastron : à largeur égale ou inférieure, les hyoplastrons de Mancy, Monthelon et Crauves sont plus épais que ceux de Cernay et plus longs à l'encoche axillaire peu marquée (Fig. 19) ; ils sont conformes à ceux d'Erquelinnes (Pl. IX fig. 5) par leur contour mais sont plus épais et leur décoration est moins granuleuse. Ci-dessous un exemple des proportions en mm.

| Hyoplastron | *T. michauxi* MA 9273 : Mancy | *Trionyx* sp., BR 9032 | Mont-de-Berru 8R 9048 |
|---|---|---|---|
| largeur postérieure | 157 | 163 | |
| longueur à la racine des apophyses médiales | 38 | 40,5 | 41 |
| longueur à l'encoche axillaire | 41 | 25 | |
| épaisseur à l'encoche axillaire | 11 | 7 | |
| épaisseur au contact avec l'hypoplastron | 6 | 4 | 4 |

On verra par la suite que d'autres espèces manifestent également une épaisseur plus forte des plastrons qu'à Cernay ; *T. stiriacus* d'Artenay est justement de celles-là (voir Tabl. 7), et on a vu à Condé-en-Brie (p. 163) un exemple analogue au précédent.

Xiphiplastron gauche, dimensions en mm :

plus grande dimension antérieure : 72, présumée 84 ;
plus grande dimension médiale en longueur : 48, présumée 53 ;
largeur à la base des apophyses antérieures : 58 ;
longueur médiale jusqu'à la base de l'apophyse postérieure : 39.

La callosité n'englobe pas encore le bord latéropostérieur et les apophyses antéromédiales et postéromédiales qui restent séparées les unes des autres. Ce xiphiplastron était plus étalé en largeur qu'en longueur ; si cette disposition s'est poursuivie au cours de la croissance, cela veut dire que lorsque la callosité était totale, le xiphiplastron était plus court que celui d'Erquelinnes et plus encore que celui de Cernay (voir Fig. 69 et 70).

Source : MNHN, Paris

2°) Matériel de Cuise-Lamothe.

Le fragment figuré Pl. X fig. 9 montre que l'espèce de ce gisement avait la même décoration qu'au Cuisien de la Marne.

MATÉRIEL DE PROVENANCE IMPRÉCISE.

*Restes de carapaces.*

La collection Lemoine comporte de très nombreux fragments dont certains marqués « Cuis » ont toujours le type de décoration que l'on trouve à Crauves ; il y a des restes de *Palaeotrionyx* possible (Fig. 8 de la Pl. X).

*Restes de crâne et mandibule :*

— Mandibule : AL 9207, Pl. XIII fig. 5 = *T. michauxi*?

Cette mandibule, réduite à la partie dentaire, provient des Sables à Unios de « Cuise », c'est-à-dire de Cuis (Marne). Elle fut étudiée et figurée par De Stefano (1902a), Portis (1903) et Caudry (1903) qui, d'après les observations de Vaillant, sut la déterminer comme dentaire de *Trionyx*.

Ses mesures sont données dans le tableau 9, en comparaison de celles de *T. stiriacus* d'Artenay et d'une autre pièce de l'Yprésien (B 851).

*État du fragment :* dentaires dont il manque un fragment antérieur droit, un fragment latéral et la pointe postérieure sous l'emplacement du processus coronoïde. De chaque côté, les sutures dentaire-coronoïde sont conservées.

*Description :* en vue dorsale, contour triangulaire à bord antérieur arrondi, symphyse longue s'étendant sur les 3/4 environ de la longueur dorsale des surfaces triturantes ; de ce fait, l'arrière de la symphyse se trouve rapproché du *foramen alveolare inferius*, situé normalement à la base médiale du processus coronoïde, et les branches dentaires paraissent courtes.

Présence d'une gouttière sagittale (f) commençant au bord postérieur de la symphyse et s'approfondissant vers l'avant. De chaque côté s'étendent vers l'arrière les surfaces triturantes qui s'élargissent et s'approfondissent postérieurement. Le bord latéral des dentaires (bord latéral externe de la surface dorsale du bec) est ponctué de gros foramens alvéolaires (pris pour des alvéoles dentaires par De Stefano, 1902a) plus gros que ceux des autres *Trionyx*. Le bord médial interne porte quelques foramens allongés comme chez les *Trionyx* actuels ; ce bord domine les surfaces triturantes, dont il limite chaque dépression en un rebord qui se poursuit vers l'avant à côté de la gouttière (f) sur 1 cm environ de long, formant une sorte de crête émoussée. Cette morphologie est voisine de celle de l'actuelle *T. hurum* (Pl. VII fig. 6), les surfaces triturantes étant relativement plus larges ici, et de celle de *T. stiriacus*, Fig. 31.

En vue ventrale, la paroi symphysaire, longue, est aplatie. En vue latérale, comme la partie symphysaire est longue et non redressée dorsalement ni ourlée antérieurement, le bord ventral forme une ligne en pente douce par rapport à l'horizontale, depuis l'extrémité antérieure jusqu'à l'arrière de la pièce, à peine coudée au-delà de l'extrémité postérieure de la symphyse.

La fosse dentaire externe est à peine creusée et moins profonde, relativement, que celle des mandibules de Cernay (Pl. VIII fig. 2) et d'Artenay (Fig. 32). À l'avant de la fosse et en haut, le bord des dentaires est brisé de sorte que l'on ne voit pas le *foramen dentofaciale majus* mais seulement la section du canal (rejoignant le *canalis alveolaris inferius*) dont il est l'aboutissement externe latéral. En-dessous du bord dorsal des surfaces triturantes sont alignés les foramens nourriciers du bec corné.

Médialement, la structure est conforme à celle de tous les spécimens de *Trionyx* et particulièrement à ceux de Cernay et Artenay ; les gouttières des cartilages de Meckel (*sulcus cartilaginis meckelii*) droite et gauche se joignent au milieu du bord postérieur de la symphyse et s'engagent dans celle-ci, creusée d'un profond canal qui s'étend vers l'avant dans la symphyse, horizontalement. À l'arrière du *sulcus*, au-dessus de lui et en-dessous du bord inférieur médial du coronoïde s'ouvre dans le dentaire le *foramen alveolare inferius*, ouverture médiale du *canalis alveolaris inferior*.

Source : MNHN, Paris

Les mesures de la mandibule, comparées à celles de Cernay et d'Artenay (Tabl. 8 et 9), montrent que, bien qu'elle ne soit pas plus large que longue, elle est la plus élargie des trois espèces dans la région masticatrice, par rapport à sa longueur et à sa hauteur postérieure. C'est aussi la plus massive, ce que l'on voit à la largeur du bord inférieur de chaque branche dentaire et à la longueur de la symphyse par rapport à la longueur de la surface triturante ; ce dernier point est important car il semble moins variable que les autres qui dépendent plus du régime et de l'âge de l'animal.

*Détermination* : si on peut exclure cette mandibule de l'espèce de Cernay, on ne peut la comparer à celle de *T. michauxi* qui n'est pas connue ; il est probable qu'elle provienne du Cuisien comme celle-ci, sinon du Sparnacien ; elle pourrait aussi correspondre à l'espèce *sylvestris* dont la mandibule n'est pas non plus connue. Sa ressemblance avec la mandibule de *T. stiriacus* montre qu'elle appartient bien au genre *Trionyx* s. s., et à la section de ce genre dont les trois espèces comparées précédemment font partie ; sa morphologie et ses contours correspondent très bien à ce que l'on attend comme mandibule pour *T. michauxi* d'après le crâne ; elle appartiendrait à un individu à peine plus petit que ce dernier. Elle est, je pense, trop massive pour appartenir à *T. sylvestris*, mais cette espèce n'est connue que par un crâne plus petit que celui de Mancy (86 mm contre 106).

— Dentaire droit, B 851, provenant de Cuis, Cuise-Lamothe ou Muirancourt : de forte taille ; mesuré dans le même tableau 9 que le spécimen étudié ci-dessus, mais trop incomplet pour que l'on tienne compte de ses proportions ; ce reste de mandibule comporte dans ses parties conservées la même morphologie que le précédent. Je pense qu'il s'agit également d'un spécimen provenant de Cuis (souvent confondu avec Cuise-Lamothe) et non de Muirancourt (gisement de *Palaeotrionyx vittatus*). Il montre que les caractères de la mandibule précédente ne sont pas dus à des variations individuelles mais sont spécifiques. Il provenait d'un individu un peu plus grand que le crâne de *T. michauxi*, espèce à laquelle il appartenait probablement comme le spécimen précédent.

— Deux fragments de crânes : Yprésien du Bassin Parisien, sans précision de localité ; ces fragments étaient accompagnés d'une vertèbre de crocodile eusuchien ; leur couleur jaune ocre peut correspondre à diverses localités telles que Avenay, Mancy et Monthelon par exemple. L'un est un fragment de supraoccipital de crâne de *Trionyx*. L'autre est un fragment de carré droit avec une portion du ptérygoïde (Pl. XIII fig. 6, 7).

Face latérale (Fig. 7) : elle montre principalement l'entonnoir du *cavum tympani*, dont la paroi antéro-inférieure est peu concave, comme chez *T. sylvestris*, *T. michauxi* (Pl. XI fig. 3), *T. stiriacus* (Fig. 29) et *T. triunguis*. Au centre, à peu près, du *cavum*, est situé le foramen rond de l'*incisura columellae auris* (inc.col) : la crête postcolumellaire (cr) y aboutit ; elle est épaisse mais peu élevée, contrairement à celle de *T. michauxi* (caractère variable chez les espèces actuelles) ; elle limite ventralement le débouché de l'*antrum squamosum* dont il ne reste que la partie inférieure formée par le carré, le squamosal étant perdu.

La face latérale forme un triangle ; au sommet antérieur se trouvent les rugosités de la suture carré-quadratojugal. Le côté supérieur était recouvert par le squamosal ainsi que la partie supérieure du côté postérieur ; au milieu de celui-ci, en arrière de la crête postcolumellaire, on voit l'encoche de la gouttière du tube d'Eustache. Le « sommet » inférieur du triangle est le *processus articularis* dont la base est occupée par le *condylus mandibularis* ; on voit que ce processus est un peu dégagé du corps du carré, moins que chez *T. michauxi*.

La face postérieure (Fig. 6) est présentée un peu obliquement, en vue inféropostérieure, afin de montrer les deux facettes articulaires (fac.art) du condyle, dont la latérale est la plus forte, comme d'habitude.

À droite, le carré (ca) : la vue postérieure laisse apparaître le *cavum tympani* situé en avant, à droite. En haut la zone de suture carré-squamosal ; en-dessous, la gouttière d'Eustache (gout.t.Eu), bordée inférieurement par une crête à replis obliques sous l'un desquels s'ouvre le *foramen chorda tympani inferius* (for.ch.tymp) ; puis en-dessous, le *processus articularis*.

À gauche, le fragment de ptérygoïde (pter) : au-dessus de lui l'espace occupé par la fenêtre postotique, ouverture postérieure du *cavum acusticojugulare* entre le ptérygoïde et l'opisthotique manquant (au-dessus) qui venait se souder à droite au carré, à côté du squamosal ; au milieu de la face pos-

Source : MNHN, Paris

térieure du ptérygoïde, le gros foramen postérieur de la carotide interne (for.post.car), à paroi supérieure épaisse et paroi inférieure mince comme chez *T. sylvestris* et, dans une moindre mesure, *T. stiriacus* (Fig. 30) ; cette lacune montre bien que le ptérygoïde est peu incurvé ventralement et le *processus articularis* peu dégagé vers le bas.

La face dorsale du fragment (non figurée) porte, à gauche sur le ptérygoïde, le plancher du *cavum acusticojugulare*, que vient rejoindre le canal de la columelle. Il n'y a rien de notable sur la face ventrale.

*Détermination :* il s'agit d'un fragment de *Trionyx* s. s., groupe de *T. sylvestris*, *michauxi* et *stiriacus*, mais il ne peut être rapporté à aucune espèce ; si le fait que le *processus articularis* peu dégagé était taxonomiquement important, il ne s'agirait pas de *T. michauxi*, mais je ne le pense pas, par comparaison avec les espèces actuelles. Étant donné sa provenance (Yprésien du Bassin de Paris) il s'agit soit de *T. michauxi* soit d'une espèce encore inconnue très proche de celle-ci.

**4. — Comparaison générale et conclusion sur le matériel Yprésien.**

Outre *Palaeotrionyx vittatus*, il y avait à l'Yprésien du Bassin Parisien une ou deux espèces de *Trionyx* s. s. :

Si l'on tient compte de la décoration et que l'on sépare toutes les pièces à décoration épaisse des pièces à décoration plus aiguë et à plastron plus granuleux, on trouve une espèce représentée dans les niveaux sparnaciens comparable au spécimen d'Erquelinnes figuré ici, et une espèce représentée dès le Sparnacien mais unique au Cuisien : *T. michauxi*. On peut aussi envisager la présence d'une seule espèce au sens large, *T. michauxi*, dont la décoration s'est progressivement établie et stabilisée au Cuisien. On a montré que l'espèce de l'Yprésien inférieur du Kent, *T. sylvestris*, est distincte de *T. michauxi* ; nous ne pouvons encore déterminer si c'est à cette espèce anglaise, connue par le crâne, qu'il faut attribuer le matériel d'Erquelinnes et le matériel sparnacien du Bassin Parisien ; le seul élément de carapace figuré du London Clay est *Trionyx pustulatus* Owen, 1849 (Owen et Bell, Pl. XIX B, fig. 7) fondé sur un fragment de pleurale à cupules comme on en trouve au Sparnacien de France mais aussi dans bien d'autres localités de différents niveaux.

En tout cas, quel que soit le nombre d'espèces, il y a eu à l'Yprésien évolution notamment :

— de la décoration, de plus en plus épaisse ;

— des plastrons, par allongement des hyoplastrons aux encoches axillaires et peut-être élargissement des xiphiplastrons aux dépens de leur longueur ;

— des crânes, par élargissement des museaux et étalement du bec vers le milieu ;

— des mandibules, par disparition de la crête sagittale au profit d'une fossette et par allongement de la symphyse ; pour la mandibule, c'est ce qui a pu se passer aussi quand *T. hurum* s'est séparé de la lignée *gangeticus* chez les espèces indiennes.

Je pense que cette évolution entre le Paléocène et l'Yprésien traduit la « naissance » du genre *Trionyx* s. s. Que deux sections se soient alors différenciées (crânes à museau dilaté et bec étalé médianement, et crânes non dilatés) c'est ce que nous ne pouvons pas encore préciser.

Toutefois l'évolution de la décoration n'est pas arrêtée puisqu'ensuite on aura toutes sortes de variantes suivant les gisements et les individus, mais l'évolution de la décoration, telle que nous l'avons décrite ci-dessus, ne s'est produite que dans le Bassin Parisien à l'Eocène inférieur. Quant à la mandibule, elle évoluera aussi, la fossette disparaissant au profit de la symphyse lisse à l'avant avec une présence accidentelle d'une fossette au Burdigalien d'Artenay. Le plastron gardera ses hyoplastrons relativement longs aux encoches axillaires, avec des variantes, et présentera les caractères du genre *Trionyx* s. s. donnés dans la diagnose de celui-ci.

D'autres espèces d'Europe peuvent encore être comparées au matériel Yprésien de France.

a) *T. bruxelliensis* Winkler, 1869, Lutétien inférieur de Bruxelles ; I. R.Sc. N. B., figurée ici Pl. IX fig. 1 ; il s'agit d'une carapace dorsale dont la décoration, émoussée dans l'ensemble, est faite de bourrelets épais, et très ressemblante avec celle des spécimens du Cuisien. C'est donc avec justesse que Michaux en rapprochait les restes de Mancy. Mais tant qu'on n'aura pas le crâne de l'espèce belge on ne sera pas certain de son identité spécifique avec celle de Mancy.

Source : MNHN, Paris

b) *T. messelianus* Reinach, 1900, du Cuisien-Lutétien de Messel, Allemagne; cette espèce, avec ses variétés *kochi* et *lepsiusi*, nécessite une révision. La morphologie plastrale est celle de *Trionyx* s. s. (voir Hummel, 1927, Pl. X fig. 37, IX fig. 33, VIII fig. 32 et III fig. 12), de même que celle du pubis (Pl. V fig. 19). Le crâne (*Trionyx* sp. pour Hummel) est petit (Pl. I fig. 1 à 4); il n'est malheureusement pas représenté ventralement, aussi est-il impossible de redonner actuellement la diagnose de l'espèce; le museau est pointu, les orbites grandes et l'espace interorbitaire étroit et concave (enfoncé *postmortem*?); la mandibule a une symphyse longue et lisse sagittalement, conformément à celle de l'espèce actuelle *Trionyx triunguis*; il est possible que l'individu soit encore juvénile et les caractères de l'adulte pas encore affirmés; à moins que ce ne soit un représentant adulte d'une section particulière du genre *Trionyx* s. s. Les carapaces ne sont pas grandes (14 à 26 cm) et pour la plupart encore juvéniles d'aspect, non seulement à cause des bourrelets longitudinaux, mais aussi à cause des côtes dépassant encore longuement des pleurales; peut-être l'espèce est-elle aussi juvénile à cause du faible développement des callosités du xiphiplastron (Pl. VII); mais comme il y a un fort développement des callosités hyohypoplastrales, c'est peut-être plutôt l'indice d'une différence spécifique. Je ne pense pas qu'on puisse placer les spécimens de France dans cette espèce allemande, non seulement à cause du crâne et de la mandibule, mais aussi à cause de la décoration plus fine à côté des alignements de bourrelets épais. Notons quand même que les xiphiplastrons sont étalés en largeur comme à Mancy et non comme à Gernay. Je pense que cette espèce est alliée à celle du Monte Bolca.

Le gisement de Geiseltal, Lutétien d'Allemagne, a également fourni de nombreux restes de *Trionyx*, qui ont été rapportés par Krumbiegel (1963) soit à différentes espèces de *Trionyx* s. s. du Miocène d'Europe soit à *T.* cf. *messelianus kochi* : dans ce dernier cas c'est à cause des bourrelets longitudinaux épais de certaines pleurales. Pour le moment, en l'absence de crâne, on ne peut établir les relations de ces spécimens avec ceux de l'Yprésien français.

c) *T. capellinii* Negri, 1892 (unique espèce du Monte Bolca pour moi, dans laquelle je place toutes les sous-espèces, variétés et espèces du gisement créées ultérieurement (cf. *Fossilium Catalogus* Hummel, 1832 et Kuhn, 1964); Eocène (Lutétien ou sommet du Cuisien) du Monte Bolca, Italie : j'ai examiné les collections des musées de Turin, Vérone et Padoue et n'ai pu malheureusement redéfinir l'espèce : les crânes sont mal dégagés, écrasés et aucune face palatine n'est visible. Les carapaces dorsales sont très belles mais les plastrons ne sont connus que par les hyohypoplastrons.

Les carapaces dorsales sont grandes, de l'ordre de 300 mm de longueur médiane; leur décoration est homogène, faite de bourrelets à crête arrondie, assez serrés, étroits et anastomosés en cupules assez petites; cette décoration n'est pas vraiment différente de celle des *Trionyx* du Sannoisien de Monteviale (Italie), ce qui explique que le nom de *capellinii* ait été donné aux espèces de ce gisement (mais avec des noms de variétés différents de ceux du Monte Bolca); ce type de décoration est fréquent en Europe et tout ce que l'on peut remarquer c'est qu'il n'est pas celui que l'on trouve à Leval, Cernay, Erquelinnes et dans les Sables à Unios, sauf occasionnellement chez quelques fragments du Sparnacien. Certains spécimens du Hordwell en Angleterre, de Messel et du Geiseltal en Allemagne ne paraissent pas très différemment ornés.

Les hyohypoplastrons sont très décorés de bourrelets fréquemment interrompus (cf. Negri, 1892, type de « *T. gemellaroi* » du Monte-Bolca) et sont massifs, à encoche axillaire peu marquée, bordure continue d'apophyses médiopostérieures dont la plus antérieure est plus fortement saillante.

Deux crânes partiels provenant du Monte-Bolca sont conservés au Musée de Padoue, mais ils sont écrasés, déformés, les limites des os n'étant pas nettes.

1°) Le crâne du type de *T. capellinii* Negri, 1892, IGPG n° 12883 (cf. Negri, 1892, Pl. II) apparaît en partie à l'avant de la carapace dorsale, en vue dorsale; le museau paraît relativement long, les orbites peu nettes, celle de gauche apparemment plus courte que l'espace interorbitaire relativement large, mais on ne peut tenir compte de mesures étant donné les déformations subies par le crâne. On ne sait si le museau était dilaté.

2°) Le crâne du type de *T. gemellaroi* Negri, 1892, IGPG n° 5157 se présente avec sa mandibule par la face ventrale mais il a été dégagé aussi dorsalement en partie; à la différence du précédent

Source : MNHN, Paris

les orbites sont nettes ; elles sont grandes, beaucoup plus longues que la largeur de l'espace interorbitaire. Le crâne est enfoncé médianement, apparemment non dilaté au museau.

En face ventrale, la mandibule est presque complète ; sa longueur est de 55 mm, pour un crâne d'environ 83 mm de long.

D'après la mandibule et le moulage dans la gangue, le museau est long, arrondi antérieurement et non dilaté, comme chez *T. triunguis* non broyeur. La symphyse mandibulaire est longue (26 mm). Ce second spécimen est aplati ; il est trop déformé, quoique moins que le précédent, pour que l'on puisse tenir compte des proportions relatives des éléments. Si l'on ne peut pas déterminer l'espèce par rapport à celles qui sont bien définies par la morphologie de leur face ventrale et leurs proportions, du moins peut-on supposer que le crâne de *T. gemellaroi* est du même modèle que celui trouvé avec la carapace de *T. messelianus* de Messel, d'après la taille des orbites « grandes » et le museau non dilaté.

En définitive, on ne peut pas actuellement définir une espèce d'Europe en l'absence de crânes bien conservés sur leurs deux faces. La décoration joue certainement un rôle mais on ne sait pas exactement lequel. Il est important de noter que toutes les espèces d'Europe de l'Eocène inférieur et moyen mentionnées appartiennent au seul genre *Trionyx* s. s. par la structure de la carapace dorsale, la morphologie du plastron et la longueur de la symphyse mandibulaire. Parmi elles, certaines se distinguent par l'élargissement du museau, et ce sont les seules dont la diagnose est acceptable : *T. sylvestris* et *T. michauxi*.

## C. – Conclusion sur le matériel de *Trionyx* s.s. thanétien et yprésien.

Grâce à la présence d'un crâne au Cuisien de Mancy on a pu définir la nouvelle espèce *Trionyx michauxi*, la comparer aux espèces *sylvestris* de l'Yprésien inférieur d'Angleterre et *stiriacus* s. l. du Burdigalien d'Artenay. Le crâne s'avère être le meilleur élément pour définir l'espèce. On a pu montrer que les trois espèces mentionnées ci-dessus appartiennent à une même lignée ; on a suivi l'évolution de la morphologie du palais par l'étalement du bec jusqu'à la ligne médiane du sillon palatin antérieur, et par la régression du second sillon palatin profond ; corrélativement, on a remarqué la dilatation des surfaces triturantes, vers l'arrière du museau.

Les spécimens du Thanétien et de l'Yprésien n'ont pas été déterminés spécifiquement mais ils ont pu être placés dans le genre *Trionyx* s. s. grâce aux restes de carapace. Ce genre s'est montré bien caractérisé à partir de l'Yprésien et préfiguré dans le Thanétien (Cernay).

Quelques questions restent posées : détermination de l'espèce de Cernay et ses relations avec celles d'Orp et de Leval (en Belgique) indéterminées également ; identification d'une éventuelle seconde espèce yprésienne en France comme en Belgique (Erquelinnes) identique à/ou voisine de *T. sylvestris*, laquelle est uniquement connue par le crâne. Détermination des espèces de Messel et du Monte-Bolca et, corrélativement, question du nombre de lignées ou sections dans le genre *Trionyx* s. s. presque dès son apparition. Relation de *T. michauxi* avec *T. bruxelliensis*, autrement dit rôle de la décoration dans la spéciation :

On serait tenté d'opposer d'une part les espèces de l'Eocène de France et Belgique caractérisées par la décoration de la carapace à bourrelets épais et à cupules peu nombreuses, l'une d'elles étant connue par un crâne dont le museau est dilaté, d'autre part les espèces de Messel et du Monte-Bolca à bourrelets non épaissis et cupules nombreuses, à crâne non dilaté au museau. Mais on verra par la suite que *T. stiriacus*, qui possède un crâne à museau dilaté comme *michauxi*, n'a pas une décoration épaissie mais au contraire très fine ; en revanche, les spécimens provenant des faluns burdigalo-helvétiens d'Anjou paraissent avoir un museau étroit et leur carapace a des bourrelets relativement épaissis ; on peut donc supposer que le milieu a une forte influence sur la décoration des carapaces.

Dans les conclusions générales du présent mémoire on comparera les faunes de Tortues des différents bassins d'Europe ; dès à présent on remarque la concordance des Trionychidae de France, de Belgique et d'Angleterre à l'époque considérée.

Source : MNHN, Paris

## DEUXIÈME PARTIE DE L'ÉTUDE DU GENRE *TRIONYX* s. s.

## MATÉRIEL D'ARTENAY (BURDIGALIEN) RAPPORTÉ À *T. STIRIACUS* PETERS, 1855, s. l. LES CRÂNES DE *TRIONYX* EUROPÉENS

### A. — Introduction :

En France, à partir du Lutétien, seul le gisement d'Artenay (Burdigalien) a fourni des restes déterminables spécifiquement. Les autres localités ont fourni de nombreux restes fragmentaires ; aucun crâne, aucun plastron suffisamment complet. Cependant aucun reste ne peut être exclu du genre *Trionyx* s. s., les carapaces dorsales complètes ont toujours huit paires de pleurales, les huitièmes non particulièrement réduites, et pas de préneurale ; les éléments de plastron conservés sont également conformes à ceux de *Trionyx*.

La décoration varie ; parfois elle est identique dans les gisements contemporains et quand ceux-ci sont proches les uns des autres on peut penser que la même espèce s'y trouvait ; c'est le cas par exemple à La Milloque, Saint-Thomas et Moissac II (Stampien supérieur). On ne retrouve plus la décoration particulièrement épaisse et grossière du Cuisien-Lutétien du Bassin Parisien et de Belgique, ni celle de *Palaeotrionyx*.

Désormais les sillons sont beaucoup plus fréquemment fragmentés en cupules, ce qui n'exclut pas la présence de granulations et vermiculations, sur le plastron surtout. À Artenay, les carapaces ont une décoration fine : nombreuses cupules à crêtes tranchantes, plastron à fines vermiculations et granulations. Les deux crânes du gisement ont pu être comparés à une espèce autrichienne d'âge voisin : à Wies-Eibiswald, Steiermark, Autriche, huit espèces ont été fondées sur des carapaces. Hummel (1929, 1932) a rassemblé ces espèces dans le groupe *T. stiriacus* Peters, 1855, première créée du gisement. Claessner (1933) a rapporté à l'une des espèces du groupe, *T. hoernesi* Heritsch, 1909, un fragment de museau provenant de Wies, qu'il figure en vue ventrale ; d'après la face palatine, on reconnaît les caractères spécifiques des deux crânes d'Artenay que je rapporte donc à l'espèce *stiriacus* ; il est en effet probable que les huit espèces de Wies-Eibiswald sont synonymes ; mais en attendant la révision du matériel autrichien et parce que je n'ai jugé des caractères de l'espèce que d'après la photographie de Claessner, je place le matériel d'Artenay dans l'espèce *stiriacus* au sens large.

*TRIONYX STIRIACUS* PETERS, 1855.

Localité et horizon stratigraphique.
Wies (Schönegg) bei Eibiswald, SW de Gratz, Steiermark, Autriche.
Burdigalien supérieur — Helvétien inférieur.

GROUPE *T. STIRIACUS* :

*in* Hummel, 1929, 1932 :

- *T. stiriacus* Peters, 1855 ;
- *T. petersi* Hoernes, 1881 ;
- *T.* « *septemcostatus* » Hoernes, 1881 ;
- *T. hilberi* Hoernes, 1892 (non inclus *T. brunhuberi* von Ammon, 1909, ni *T. pliocenicus* Lawley, 1876) ;

Source : MNHN, Paris

– *T. peneckei* Heritsch, 1909 ;
– *T. siegeri* Heritsch, 1909 ;
– *T. sophiae* Heritsch, 1909 ;
– *T. hoernesi* Heritsch, 1909, et *in* Glaessner, 1933.

Localités et horizons stratigraphiques : comme *T. stiriacus*.

## B. – *T. stiriacus* s.l. à Artenay.

– *Localité et horizon stratigraphique :* Artenay (Loiret), point 12, Fig. 51 ; Sables de l'Orléanais, région 2, Fig. 49. Burdigalien « moyen ».

– *Matériel :* nombreux éléments de la carapace et du squelette postcrânien, deux crânes ART 100 et 101. Une mandibule ART 102. Voir 3e partie, Catalogue, p. 200.

CARACTÈRES de *Trionyx stiriacus* s.l. tenant lieu de diagnose en attendant la révision des types des espèces autrichiennes.

Crâne à museau large et surfaces triturantes dilatées ; bord médial du bec étalé dans le sillon palatin antérieur jusqu'à la ligne médiane, depuis le foramen intermaxillaire jusqu'à quelques millimètres du vomer, lequel est très enfoncé ; persistance d'une toute petite marge médiale de sillon libre formant un minuscule sillon secondaire profond, de sorte que le bord du bec ne touche pas le bord des choanes ; crête médiale de la surface triturante peu marquée.

DESCRIPTION :

1. – *Le crâne.*

État du matériel : deux spécimens. Du plus complet, ART 101, il manque les processus postérieurs opisthotiques et une partie dorsale postérieure des pariétaux et de la crête supraoccipitale. De l'autre, ART 100, il manque la partie antérieure des maxillaires et les prémaxillaires, le squamosal droit et les processus postérieurs opisthotiques, la partie postérieure du pariétal droit et une partie postérieure de la crête occipitale. Le vomer, conservé mais dissocié, n'a pas pu être réinséré exactement à cause d'une légère distorsion des palatins.
J'examinerai ici, face par face, le crâne ART 101, qui ne diffère pas de l'autre, ART 100.

– Aspect général : crâne large à museau long (38-39 % de la longueur du crâne) et très large (60 à 64 % de cette longueur du crâne), non plongeant. Orbites modérément longues par rapport à la longueur du crâne (17 à 18 %) et arrondies, pas ou très peu allongées (longueur par rapport à la hauteur : 97 à 102 %). Espace interorbitaire large (15 % de la longueur du crâne). Arc postorbitaire modérément long (7 à 8,3 % de la longueur du crâne). Boîte crânienne modérément élevée et bombée. Processus squamosaux courts. Surfaces triturantes maxillaires dilatées de l'avant vers l'arrière (largeur postérieure 148 % de la longueur du maxillaire), comme le type broyeur de *T. triunguis* et comme *T. michauxi* présumé conchyophage, la dilatation étant régulière et le contour du museau s'arrondissant vers l'arrière ; morphologie palatine de type *Trionyx triunguis* à grand foramen intermaxillaire long (ici, 30 % de la longueur du museau), éloigné des choanes de plus d'une fois et demie sa longueur, les choanes étant très petites (ici, 5 à 10 % de la longueur du museau) et masquées en partie, en vue ventrale, par l'étalement des surfaces maxillaires ; celles-ci recouvertes par le bec dont les bords médiaux se joignent médianement dans le sillon palatin antérieur (contrairement à *Trionyx triunguis*) ; celui-ci, à bords latéraux convergents de l'arrière vers l'avant, puis parallèles en avant des choanes, comme chez *T. triunguis*. Bord inférieur maxillaire épais, mais dans l'ensemble os du crâne relativement minces, sans épaississements ni concavités remarquables.

a) *Face ventrale*, Fig. 73 et Pl. XIII fig. 2.

Prémaxillaires (pmx) : très petits ; fusionnés entre les maxillaires et le foramen intermaxillaire (for. imx) comme chez tous les *Trionyx* s.l.

Source : MNHN, Paris

Maxillaires (mx) : très élargis vers l'arrière latéralement, les bords inférieurs du bec (b.i) épais et ponctués de gros foramens alvéolaires. Les bords inférieurs du maxillaire sont dirigés obliquement vers l'extérieur et non verticalement, de sorte que les surfaces triturantes (sf.tr) forment une courbe très ouverte ; elles sont peu profondes, non fortement concaves vers l'arrière (à la différence de *T. michauxi*) et ponctuées de foramens alvéolaires dont les principaux sont alignés de l'arrière vers l'avant.

À l'avant, les surfaces triturantes enserrent, avec l'aide des prémaxillaires, le grand foramen intermaxillaire (for. imx) ovale et se joignent sur la ligne médiane en plongeant très doucement dans le sillon palatin antérieur (si.pal.a), peu profond, qui a une section transversale en U très large. Au point d'inflèchissement des surfaces, quelques rugosités marquent l'emplacement de la « crête médiale », limite latérale à peine marquée du sillon palatin. Les bords médiaux (b.med) du bec se sont étalés jusqu'à la ligne médiane dans le sillon palatin, sauf tout à fait à l'arrière où il ne reste qu'un à deux millimètres de longueur de sillon non recouvert par le bec, devant le vomer (vo) très enfoncé ; c'est tout ce qui reste du second sillon palatin antérieur profond observé chez *T. michauxi* ; grâce à ces 2 mm, le bord du bec est maintenu à l'écart du bord des choanes (cho), la zone libre étant fortement pentue. Les surfaces triturantes sont tellement étalées qu'elles recouvrent les choanes à peine visibles en vue ventrale, réduites à deux fentes obliques. Les deux bords latéraux du sillon palatin antérieur (« crête médiale ») sont très éloignés du bord des choanes ; ils convergent l'un vers l'autre de l'arrière vers l'avant jusqu'à 1 cm environ en avant des choanes, puis sont parallèles jusqu'au milieu du foramen intermaxillaire où ils convergent.

Vomer (vo) : très enfoncé entre les choanes, non étendu en avant entre les maxillaires, il s'étend à l'arrière jusqu'à l'extrémité postérieure du sillon palatin postérieur (si.pal.p) ; d'abord large entre les choanes, il s'étrécit postérieurement et ventralement en une fine crête médiane, brisée sur ART 101, conservée sur ART 100, reposant sur sa base dorsale plus large.

Palatins (pal) : ils contribuent avec le vomer et les maxillaires à former les bords des choanes. En arrière de celles-ci, ils forment de part et d'autre du vomer les deux concavités du sillon palatin postérieur, plus larges que chez *T. michauxi* et moins profondes. De part et d'autre des concavités ils rejoignent les maxillaires en s'élevant au niveau des bords médiaux du bec ; entre ces bords et le bord des choanes on a ainsi une petite portion de palatin triangulaire située dans un plan oblique ; les bords médiaux du bec se superposent là, à la suture maxillaire-palatin, sur laquelle se trouve le foramen palatin postérieur (for.pal.p). En arrière du vomer, les palatins se joignent sur la ligne médiane jusqu'à la pointe antérieure du basisphénoïde (bo) qu'ils rencontrent ainsi que les ptérygoïdes (pter). Leur surface est concave et séparée, de chaque côté, des surfaces triturantes par un léger bourrelet oblique.

Ptérygoïdes (pter) : comme chez tous les *Trionyx* s.l., ils forment avec les palatins à l'avant, le basisphénoïde et le basioccipital (boc) médialement, le plafond buccal postérieur au museau, toujours concave, large, limité de chaque côté par les « fosses temporales » ; à l'avant la fenêtre de jonction des « fosses temporales » supérieures (f.te.s) et des « fosses temporales » inférieures (f.te.i) qui forme un espace grossièrement triangulaire à bords courbes, limité latéralement par les arcades jugales (jug). La « fosse temporale » inférieure est plafonnée par le prootique, médialement et antérieurement, et surtout le carré (ca) dont le processus articulaire la limite à l'arrière.

À l'arrière du ptérygoïde, se trouve le foramen postérieur de la carotide interne (for.post.car), ventral et nettement antérieur à la fenêtre postotique (fe.pot) ; sa position plus ou moins postérieure est variable chez les espèces actuelles.

Basioccipital (boc) : comme chez tous les *Trionyx* s.l., il forme la partie ventrale du condyle occipital (cd.oc) ; à la racine de celui-ci, de chaque côté, on a les tubercules basioccipitaux (tub.boc) forts mais modérés en longueur.

Processus articulaires du carré : en vue ventrale on ne voit que leur base, formant les facettes ou condyles d'articulation de la mandibule (cd.md) ; comme chez tous les *Trionyx* s.l., chaque condyle est formé de deux facettes en angle obtus presque plat, dont la plus importante est la facette externe latérale en contact avec le surangulaire de la mandibule ; elle est relativement plus grande que chez *T. michauxi* et, en outre, la facette médiale est relativement plus petite.

Processus postérieurs : de chaque côté les processus squamosaux (pr.sq) que joignaient les pro-

Source : MNHN, Paris

cessus de l'opisthotique (op) brisés ici ; on voit, d'après leur surface de suture commune, que les processus squamosaux ne dépassaient pas ou peu postérieurement ceux de l'opisthotique, contrairement aux espèces actuelles de *Trionyx* s. l. observées. Médialement, on voit la crête supraoccipitale (cr.soc) dépasser le condyle occipital longuement au-delà de la limite des processus squamosaux.

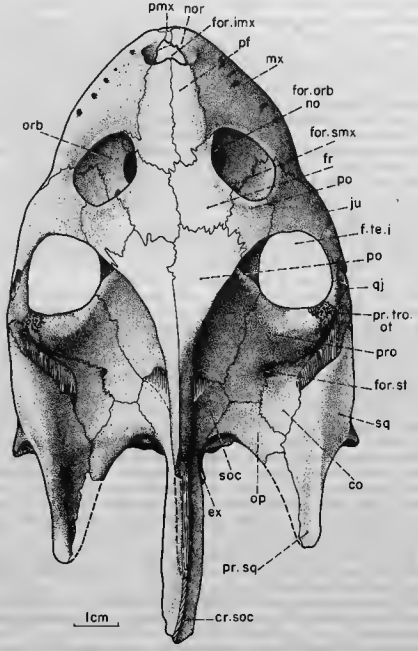



FIG. 28. — *Trionyx stiriacus* Peters, 1855 ; Artenay, Burdigalien, MNHN, ART 101, × 9/8. Crâne, face dorsale.

*ca*, carré ; *cr. soc*, *crista supraoccipitalis* ; *ex*, exoccipital ; *f. te. i*, *fossa temporalis inferior* ; *for. imx*, *foramen intermaxillare* ; *for. orb. na*, *foramen orbitonasale* ; *for. smx*, *foramen supramaxillare* ; *for. st*, *foramen stapediotemporale* ; *fr*, frontal ; *ju*, jugal ; *mx*, maxillaire ; *nar*, narine externe ; *orb*, orbite ; *op*, opisthotique ; *pa*, pariétal ; *pf*, préfrontal ; *pmx*, prémaxillaire ; *po*, postorbitaire ; *pro*, prootique ; *pr. sq*, *processus squamosus* ; *pr. tro. ot*, *processus trochlearis oticum* ; *qj*, quadratojugal ; *soc*, supraoccipital ; *sq*, squamosal.

Source : MNHN, Paris

b) *Face dorsale* (Fig. 28).

Aspect général : narine externe orientée antérodorsalement paraissant courte en vue dorsale. Toit crânien un peu bombé seulement (le museau n'étant pas plongeant) entre la narine et l'arrière des pariétaux, à surface guillochée. Espace antéorbitaire à peu près aussi long que chaque orbite et que l'espace interorbitaire. Par rapport à la longueur du crâne, orbites rondes paraissant petites du fait des proportions du museau ; maxillaires larges, espace interorbitaire large, avec postorbitaires ni étrécis ni larges (comme chez *T. triunguis*). À l'arrière, la crête supraoccipitale dépasse nettement les processus squamosaux relativement courts.

La narine externe (nar) laisse apparaître le foramen intermaxillaire (for.imx) en arrière des prémaxillaires (pmx). Les préfrontaux (pf) sont plus longs et moins larges que les frontaux (fr). De chaque côté les maxillaires (mx) descendent sous l'orbite (orb) avec une face externe plane jusqu'à la racine de l'arcade jugale (pas de décrochement anguleux en section transversale).

L'orbite laisse apparaître médialement le grand *foramen orbitonasale* (for.orb.nas.), percé dans la paroi antérieure de l'orbite, foramen qui met en communication la cavité nasale et le canal des choanes. A l'arrière, un peu moins médialement au bord de l'orbite, on voit sur le plancher de celle-ci le foramen supramaxillaire (for.smx), dans sa partie postérieure engagée en com entre le jugal et le palatin.

Le postorbitaire (po) s'étend jusqu'à la fenêtre arrondie de jonction des « fosses temporales » inférieure (f.te.i) et supérieure, le pariétal (pa) ne joignant le jugal (ju) que ventralement, sous le bord postérieur du postorbitaire.

Cette fenêtre est encadrée en avant et latéralement par l'arcade jugale, formée par le jugal (ju) et le quadratojugal (qj), dont le contour externe est arrondi.

Les pariétaux se joignent longuement à l'arrière : il manque une partie de leur pointe postérieure sur la crête supraoccipitale (cr.soc) mais on voit jusqu'où ils s'étendaient grâce aux lignes striant leur surface d'insertion sur le supraoccipital ; leur limite postérieure atteignait la transversale de la limite arrière des processus squamosaux (pr.sq) ; chez les espèces actuelles de *Trionyx* s.l., cette extension comparée est variable individuellement.

Comme chez tous les *Trionyx* s.l., le plancher de la « fosse temporale » supérieure est formé :

— médialement, par la paroi externe de la boîte crânienne, constituée du pariétal et du supraoccipital (soc) ; à l'avant le bord antérieur du pariétal est épaissi et forme un bourrelet ;

— dans la partie moyenne, par le prootique (pro), le carré (ca) et l'opisthotique (op) : le bord antérieur, en retrait par rapport au bourrelet pariétal, est fortement épaissi ; c'est la *crista praetemporalis*, ou *processus trochlearis oticum* (pr.tro.ot), bas, vaste et strié latéralement, formé par le prootique et le carré ; ici, ce dernier apparaît peu dorsalement, coincé particulièrement à l'avant entre le prootique médialement, l'arrière du quadratojugal (qj) et le squamosal (sq) latéralement ; le degré de recouvrement par le squamosal varie individuellement chez les espèces actuelles. Vers l'arrière du prootique, à sa jonction avec le carré, se trouve le *foramen stapediotemporale* (for.st), débouché de l'artère stapédiale, modéré ici. Derrière le carré et le prootique, l'opisthotique forme le bord postérieur du plancher de la « fosse temporale » supérieure et envoie un processus vers l'arrière contre le *processus squamosus* ;

— latéralement, le plancher est limité, comme on l'a vu, par l'arrière du quadratojugal et le squamosal principalement, lequel coiffe le carré en formant la paroi supérieure du *cavum tympani* et de l'*antrum squamosum* et se poursuit à l'arrière par le *processus squamosus*.

À l'arrière, du côté médial des opisthotiques et à la racine de la crête supraoccipitale, on voit apparaître les exoccipitaux (ex), formant la paroi latérale du *foramen magnum* et la partie dorsale du condyle occipital, masqués par la crête supraoccipitale.

c) *Face latérale* (Fig. 29).

On retrouve ici les éléments de la face dorsale, et je ne les décrirai pas tous.

À l'avant, en arrière de la narine (na), on voit l'importance en hauteur du maxillaire (mx), en

Source : MNHN, Paris

avant et au-dessous de l'orbite. Au-dessus du bord inférieur du bec (b.i) épais, on note la présence de gros foramens vasculaires « alvéolaires » (for.alv.ex.s., d'Ogushi, 1911) de dimensions variées et variables d'un individu à l'autre.

L'orbite laisse apparaître inférieurement le *foramen orbitonasale* (for.orb.na) et dorsalement le *foramen supraorbitale* (for.sorb) pour une branche de l'artère supraoccipitale (Albrecht, 1967), situé dans le préfrontal sur la paroi antérieure de l'orbite ; en arrière, apparaît le foramen interorbitaire (for.iorb) qui fait communiquer les deux orbites sur le crâne sec. L'arcade jugale prend racine tout à fait à l'arrière du maxillaire ; elle comporte une apophyse inférieure jugale crénelée, importante comme chez les spécimens broyeurs de *T. triunguis* ; à l'arrière, le jugal recouvre longuement la face latérale du quadratojugal de façon individuellement variable (il manque une partie de la lame jugale chevauchante).

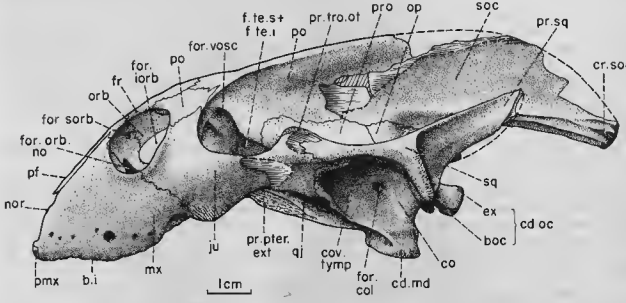



FIG. 29. — *Trionyx stiriacus* Peters, 1855 ; Artenay, Burdigalien ; MNHN, ART 101, × 9/8. Crâne, face latérale gauche.

*b. i*, bord inférieur du bec ; *boc*, basioccipital ; *ca*, carré ; *cav. tymp*, *cavum tympani*. *cd. md*, *condylus mandibularis* ; *cd. oc*, *condylus occipitalis* ; *cr. soc*, *crista supraoccipitalis* ; *ex*, exoccipital ; *f. te. s + fe. te. i*, jonction de la *fossa temporalis superior* et de la *fossa temporalis inferior* ; *for. col*, foramen columellaire ; *for. iorb*, *foramen interorbitale* ; *for. orb. na*, *foramen orbitonasale* ; *for. sorb.*, *foramen supraorbitale* ; *for. vasc*, *foramen vasculaire* ; *fr*, frontal ; *ju*, jugal ; *mx*, maxillaire ; *nar*, narine externe ; *orb*, orbite ; *op*, opisthotique ; *pa*, pariétal ; *pf*, préfrontal, *pmx*, prémaxillaire ; *po*, postorbitaire ; *pro*, prootique ; *pr. pter. ext*, *processus pterygoideus externus*, *pr. sq*, *processus squamosus* ; *pr. tro. ot. processus trochlearis oticum* ; *qj*, quadratojugal ; *soc*, supraoccipital ; *sq*, squamosal.

En arrière de l'arc postorbitaire et à l'intérieur de l'arcade jugale, se trouve la fenêtre de rencontre des deux « fosses temporales » (f.te.s + f. te.i). Dans cette fenêtre s'ouvre, sous l'arc postorbitaire, le foramen orbitotemporal (qui fait communiquer l'orbite et la « fosse temporale » inférieure) masqué sur chaque vue du crâne ; il est relativement petit ici. Un foramen vasculaire (for.vasc) se trouve juste en arrière du sommet du foramen, dans le pariétal, à l'avant du bourrelet pariétal dont il a été question plus haut.

Au-dessous de l'arcade jugale on voit apparaître le *processus pterygoideus externus* à tranche latérale épaisse et striée ; il n'est pas élevé ici au-dessus du niveau du plancher de la « gouttière ptérygoïdienne » (voir sa définition p. 76 chez *Neochelys*), ce qui est un caractère variable individuellement chez les espèces actuelles de *Trionyx* s. l. On ne voit pas l'ouverture du *foramen sphénoïdale* ou *foramen nervi trigemini*, masquée par le *cavum tympani* ; elle s'ouvre à l'arrière du *processus pterygoideus externus* dans la paroi de la boîte crânienne, entre le prootique au-dessus, l'épiptérygoïde (recouvrant le pariétal) en avant, le ptérygoïde à la base et le carré à l'arrière.

Source : MNHN, Paris

Le foramen comporte deux issues :

— à la partie antérieure, l'orifice relativement petit ici, situé dans un plan longitudinal, d'où débouche le nerf V venant du cerveau (*foramen nervi trigemini*) ;

— le *cavum epipterícum*, formant une gouttière horizontale qui rejoint le foramen du V à l'avant, longue chez tous les *Trionyx* s.l., limitée médialement par la base du prootique, son plancher étant formé par le ptérygoïde ; c'est dans ce *cavum* que s'ouvre, en arrière donc du foramen du nerf trijumeau et dans un plan transversal, le *foramen cavernosum*, débouché antérieur du *canalis cavernosus*, d'où vient l'artère mandibulaire laquelle sort du crâne à côté du nerf trijumeau. Le *foramen cavernosum*, limité latéralement par le carré, est lui aussi petit.

Le prootique et le pariétal s'avancent au-dessus et en avant du *foramen sphenoïdale*, formant le bourrelet, qui prolonge médio-antérieurement la *crista praetemporalis* et dont on a parlé à propos de la vue dorsale (bourrelet pariétal) ; la crête inférieure qui le limite ventralement ne rejoint pas le foramen orbitotemporal ; la proéminence qu'il forme s'estompe doucement dans la paroi pariétale du crâne avant la limite postéromédiale de ce foramen ; cette disposition (prolongement de la crête inférieure du bourrelet jusqu'au foramen orbitotemporal ou non) est variable individuellement chez les espèces actuelles de *Trionyx* s.l. ; chez *T. triunguis* de type broyeur (Loveridge et Williams, 1957, Fig. 53 A), la disposition est la même que chez *T. stiriacus* d'Artenay.

Si l'arcade jugale et l'oreille moyenne cachent les structures précédentes, en revanche elles laissent apparaître dorsalement la *crista praetemporalis* ou *processus trochlearis oticum* (pr.tro.ot), dans sa partie latérale, rugueuse et striée, formée par le carré.

L'oreille moyenne : le carré forme la majeure partie de l'entonnoir large du *cavum tympani* (cav.tymp). On en a déjà parlé à propos de *T. michauxi* et d'un spécimen de l'Yprésien (p. 171). Rappelons qu'ici aussi la face antéroinférieure est presque plane ; elle est bordée par une crête qui descend vers l'arrière jusqu'à la base du *processus articularis* (condyle mandibulaire, cd.md), un peu moins dégagé ici du corps du carré que chez *T. michauxi*. Au milieu du *cavum*, le foramen de la columelle (for.col), petit ; en arrière de lui, la crête postcolumellaire, très basse et à sommet arrondi ; cette crête est le lieu de suture des deux bords du carré enroulé sur lui-même. À l'arrière du *cavum* s'ouvre dorsalement l'*antrum squamosum*, cavité en entonnoir étroit de taille modérée ici, formé presqu'entièrement par le squamosal (parties supérieure, postérieure et latérales) ; le débouché de l'*antrum* dans le *cavum tympani* est en partie fermé, ici, par la jonction carré-squamosal épaisse et étendue médialement dans l'*antrum*, ce qui rétrécit ce dernier. À l'arrière, le *processus squamosus* (pr.sq) que l'on a vu déjà, et qui est court par rapport aux *Trionyx* s.l. actuels ; c'est à peine s'il s'étend au-delà de l'extrémité postérieure du pariétal, et il ne dépasse pas le processus opisthotique. Sa face latérale externe est ondulée, un peu concave à l'arrière, sur les deux spécimens de crâne, ce qui est un caractère variable individuellement chez les espèces actuelles examinées de *Trionyx* s.l.

Le condyle occipital (cd.oc) apparaît en vue latérale, formé inférieurement par le basioccipital (boc) et supérieurement par les exoccipitaux (ex) ; on remarque qu'il est peu prolongé vers l'arrière sur le spécimen ART 101 figuré, un peu plus sur l'autre (ART 100), mais, semble-t-il, moins que chez les espèces actuelles (voir aussi Fig. 30).

d) *Face postérieure* (Fig. 30).

Cette face présente les orifices suivants :

— Le *foramen magnum* au centre (for.ma) masqué en partie, en vue postérieure, par la crête supraoccipitale (cr.soc) supérieurement ; il est limité par le supraoccipital (soc) dorsalement et les exoccipitaux (ex) latéroventralement.

De chaque côté du *foramen magnum*, on a :

— Les foramens externes postérieurs du nerf hypoglosse (for XII), petits, percés sous le rebord ventral du *foramen magnum*. L'un, médial, est entièrement enclos par l'exoccipital ; l'autre, latéral et un peu antérieur, est enclos principalement par l'exoccipital et ventralement par le basioccipital.

Source : MNHN, Paris

— La fenêtre postotique (fe.pot), latéralement aux foramens précédents : large, limitée dorsalement par l'opisthotique, latéroantérieurement par le carré, inférieurement par le ptérygoïde et médialement par l'exoccipital. On sait que c'est l'ouverture postérieure du *cavum acusticojugulare*. Le ptérygoïde forme une très légère crête s'élevant vers l'opisthotique, vestige ou amorce d'un processus de séparation de la fenêtre en deux parties : une médiale, ouverture postérieure du *recessus scalae tympani* (partie médiale postérieure du *cavum acusticojugulare*), représentant le *foramen jugulare posterius*, et une partie latérale, la *fenestra postotica* proprement dite, fusionnée avec la précédente.

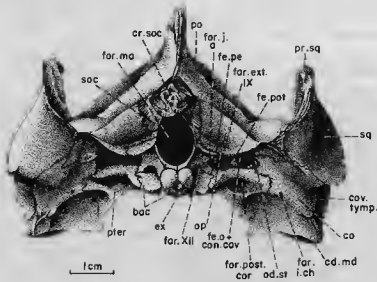



FIG. 30. — *Trionyx stiriacus* Peters, 1855 ; Artenay, Burdigalien ; coll. MNHN, ART 101, crâne, face postérieure, × 9/8.
*ad.st, aditus stapediotemporale ; boc,* basioccipital ; *ca,* carré ; *can.cav, canalis cavernosus,* débouché postérieur dans le *cavum acusticojugulare,* à côté de la *fenestra ovalis* ; *cav. tymp, cavum tympani* ; *cd. md, condylus mandibularis* ; *cr. soc, crista supraoccipitalis* ; *ex,* exoccipital ; *fe.o, fenestra ovalis* ; *fe.pe, fenestra perilymphatica* ; *fe.pot, fenestra postotica,* confondue avec le *foramen jugulare posterius* (partie gauche de l'ouverture) ; au milieu, le *recessus scalae tympani* du *cavum acusticojugulare* (à droite) ; *for. ext. IX, foramen externum nervi glossopharyngei* ; *for. i. ch, foramen chorda tympani inferius* ; *for. j. a. foramen jugulare anterius* ; *for. ma, foramen magnum* ; *for. post. car, foramen posterior canalis carotici interni* ; *for. XII,* foramen externe du nerf hypoglosse ; *op,* opisthotique ; *pa,* pariétal ; *pter,* ptérygoïde ; *pr. sq* ; *processus squamosus* ; *soc,* supraoccipital ; *sq,* squamosal.

Dans la partie médiale, au fond du *recessus*, on distingue :

— le *foramen jugulare anterius* (for.j.a) médial et supérieur, s'ouvrant sur la cavité cérébrale entre l'exoccipital (postéroventralement), le supraoccipital (dorsalement) et le *processus interfenestralis* de l'opisthotique (antérieurement) ; on sait que c'est par là que, chez les espèces actuelles, passent la *vena cerebralis posterior* et les nerfs vague (X) et accessoire (XI).

— La *fenestra perilymphatica* (fe.pe), à la base du foramen précédent, un peu latéralement, percée tout à fait en bas du *processus interfenestralis* ; petite ici, elle faisait communiquer le *cavum labyrinthicum* (vestibule) de l'oreille interne et le *recessus scalae tympani.*

— Le foramen externe du nerf glossopharyngien (for.ext.IX), tout petit, percé encore plus latéralement que la fenêtre périlymphatique, mais plus haut dans le *processus interfenestralis* ; chez les *Trionyx* actuels, le nerf provient du *cavum labyrinthicum* qu'il a traversé complètement après y être entré par le foramen interne du nerf glossopharyngien, ouvert du côté de la cavité cérébrale (voir Ogushi, 1911, Pl. II, Fig. 24) ; le nerf sort du crâne latéralement par rapport au nerf vague.

Dans la partie latérale ou fenêtre postotique proprement dite, on voit la cavité profonde du *canalis cavernosus* s'enfonçant quasi-horizontalement vers l'avant.

— À la limite latérale du *processus interfenestralis* marquée « fe.o + can.cav » sur la figure,

Source : MNHN, Paris

se trouve le bord postérieur de la fenêtre ovale (fe.o) osseuse où vient s'appliquer la columelle qui, venant du foramen columellaire du *cavum tympani*, traverse le *canalis cavernosus*.

— Dans le toit du *canalis cavernosus* on aperçoit l'*aditus canalis stapediotemporale* (ad.st) où passe l'artère stapédiale (branche dorsale de la carotide) qui va sortir dorsalement par le *foramen stapediotemporale* entre le carré et le prootique (for.st, Fig. 28).

Par la partie latérale de la fenêtre postotique passent donc l'artère stapédiale et, en outre, la *vena capitis lateralis* et la branche hyomandibulaire du facial (VII) qui proviennent du *canalis cavernosus* ; ce dernier tient lieu de passage craniocarré des reptiles.

— Le foramen postérieur de la carotide interne, branche ventrale de la carotide interne : *foramen posterior canalis carotici interni* (for.post.car). Il est ventral et nettement antérieur par rapport à la fenêtre postotique s. s. Entièrement clos par le ptérygoïde (pter) qui forme en particulier au-dessus de lui le plancher relativement épais ici du *cavum acusticojugulare*, il est vaste, l'artère carotide interne étant large chez *Trionyx* s. l. (cf. Albrecht, 1967).

— Le foramen de sortie du crâne de la chorde du tympan : *foramen chorda tympani inferius* (for. i.ch), minuscule, est situé tout à fait latéralement, un peu au-dessous du niveau du foramen postérieur de la carotide, dans la face postérieure du carré, à la base de la gouttière du tube d'Eustache ; celle-ci, transversale, joint l'arrière du palais au méat auditif, c'est-à-dire au *cavum tympani* (cav. tymp) dont le bord postérieur est légèrement échancré en conséquence, mais clos en arrière de la columelle ainsi qu'on l'a vu plus haut. Une courte zone de rugosités marque le bord inférieur de cette gouttière, latéralement, mais, médialement, ce bord ne comporte pas de crête aiguë et la surface de la gouttière est lisse, contrairement à *T. michauxi* où elle est rugueuse.

La vue postérieure du crâne montre d'autre part l'élévation du crâne ; elle est moins prononcée que chez *T. michauxi* et *T. sylvestris* ; les parois latérales de la cavité crânienne sont en pente moins abrupte que chez ces deux espèces mais quand même plus que chez les espèces actuelles de *Trionyx* s. l.

On remarque encore l'épaisseur de l'extrémité de la crête supraoccipitale (cr.soc) et, latéralement, les processus squamosaux (pr.sq) crénelés du côté médial, sur leur surface de suture avec les processus opisthotiques, brisés ici à leur base.

e) *Face antérieure.*

La face dorsale étant bombée aux frontaux et aux pariétaux entre les orbites et les « fosses temporales » supérieures, l'horizon dorsal, en vue frontale, forme une courbe régulière comme chez *T. sylvestris* Walker et Moody (1974, Fig. 2 A) et non une ligne trapézoïdale avec méplat au sommet. Il en est de même chez certains spécimens d'espèces actuelles comme *T. triunguis*, *T. sinensis* et *T. hurum*, mais l'élévation du crâne y est moins forte.

La narine externe étant petite, on ne voit pas en vue frontale la fissure ethmoïdale cachée par les préfrontaux ; elle est losange-ovaloïde comme chez les *Trionyx* actuels et particulièrement *T. triunguis*. Au bord inférieur de la narine, les maxillaires se joignent au-dessus du prémaxillaire comme chez les espèces actuelles où la proportion de prémaxillaire apparaissant frontalement au-dessous de cette jonction varie individuellement.

2. — *La mandibule.*

État du matériel : une mandibule complète (ART 102), Fig. 31 et 32.

Mesures : voir tableau 9, p. 192.

— Aspect général : mandibule massive et courte à branches postérieures larges, peu écartées l'une de l'autre ; partie triturante massive, fortement dilatée médialement vers l'arrière, d'où une symphyse longue, à contour externe grossièrement triangulaire, arrondi à l'extrémité antérieure.

a) *Vue dorsale* (Fig. 31).

Les surfaces triturantes confluent très vite à partir de l'arrière pour former la symphyse qui est longue (68 % de la largeur de la surface triturante), mais un peu moins relativement que celle de l'Yprésien (voir tabl. 9) étudiée précédemment et pouvant avoir appartenu à *T. michauxi* ; ici pourtant

Source : MNHN, Paris

elle paraît plus longue parce qu'elle est plus étrécie antérieurement. Elle serait presque plane, à peine concave comme chez *T. triunguis* à l'avant, s'il n'y avait, parasagittalement, une fossette triangulaire qui évoque la fossette sagittale s'étendant sur la symphyse de la mandibule de l'Yprésien ; cette fossette comporte ici deux foramens nourriciers. Le bord externe (b.ext) est un peu redressé et ponctué de foramens alvéolaires, gros surtout dans la partie latérale moyenne, comme sur la mandibule yprésienne.

Les surfaces triturantes sont fortement concaves à l'arrière, à la base des processus coronoïdes ; un bourrelet limite le bord interne (b.int) médial ; il comporte des rugosités ponctiformes ou allongées en crêtes qui s'étendent radiairement dans la partie arrière de la symphyse.

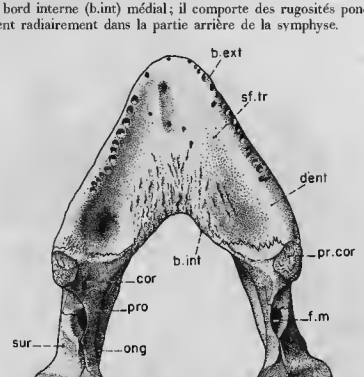



FIG. 31. — *Trionyx stiriacus* Peters, 1855 ; Artenay, Burdigalien ; coll. MNHN, ART 102, × 9/8. Mandibule, face dorsale.
*a. art, area articularis mandibularis ; ang,* angulaire ; *art,* articulaire ; *b. ext,* bord externe de la surface triturante du bec ; *b. int,* bord interne du bec ; *cor,* coronoïde ; *dent,* dentaire ; *f. m, fossa meckelii ; for. p. ch, foramen chorda tympani posterius ; pra,* préarticulaire ; *pr. cor, processus coronoideus ; pr. ret, processus retroarticularis ; sf. tr,* surface triturante ; *sur,* surangulaire.

Chaque surface triturante est relativement moins large en arrière de la symphyse que chez la mandibule yprésienne, bien que cette dernière soit plus petite que la mandibule d'Artenay.

À l'arrière, les bords postérieurs dentaires des surfaces triturantes s'unissent avec le coronoïde (cor) pour s'élever relativement brusquement en un fort processus coronoïde (pr.cor) aplati au sommet, non extroversé latéralement (voir Fig. 31 et 32).

Comme chez les espèces actuelles de *Trionyx* s. l., le coronoïde s'unit, sur chaque branche antérieure, au préarticulaire (pra) médialement, en arrière du processus, et au surangulaire (sur) latéralement pour entourer la fosse de Meckel (f.m) ovale, relativement large ici. En arrière de la fosse, surangulaire et préarticulaire s'unissent jusqu'à l'*area articularis mandibularis* (a.art) à laquelle participent :

Source : MNHN, Paris

– le préarticulaire, tout à fait marginal et médial ;
– l'articulaire (art), formant la petite facette médiale de l'*area* ;
– le surangulaire, formant la grande facette latérale de l'*area* ; les deux facettes sont concaves, la seconde plus basse et plus profonde que la première. En arrière les trois os se poursuivent en se resserrant pour former un fort *processus retroarticularis* (pr. ret) plus étroit que l'*area*, auquel le préarticulaire ne participe qu'à peine, et l'articulaire plus que le surangulaire ; la surface dorsale de ce processus, située dans un plan inférieur à celui de l'*area*, est concave dans la portion constituée par l'articulaire.

Le *processus* est un peu moins large (12 mm) que l'*area* (17 mm) ; sa facette surangulaire étroite (4 mm) étant aussi longue (11 mm) que la facette articulaire de l'*area* ; sa facette formée par l'articulaire étant aussi longue que la facette surangulaire de l'*area* (14 mm), mais plus large (7 mm) que la partie surangulaire du processus. Le préarticulaire participe sur à peu près 1 mm de large au bord médial du processus.

L'ensemble *area* + *processus* forme un complexe articulaire relativement volumineux (24,3 % de la longueur médiane de la mandibule).

À l'angle postérieur médial de l'area, la chorde du tympan pénètre entre l'articulaire et le préarticulaire (for.p.ch) par un foramen minuscule. L'angulaire ne remonte pas suffisamment à l'arrière du processus pour être visible dorsalement.

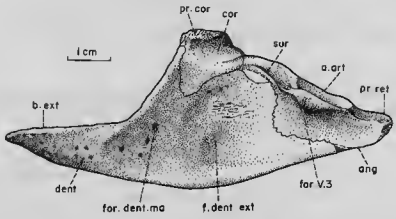



FIG. 32. — *Trionyx stiriacus* Peters, 1855 ; Artenay, Burdigalien ; MNHN, ART 102, mandibule, face latérale gauche, × 9/8.
*a. art, area articularis mandibularis ; ang,* angulaire ; *b. ext,* bord externe du bec, *cor,* coronoïde ; *dent,* dentaire ; *f. dent.ext,* fosse dentaire externe ; *for.dent. ma, foramen dentofaciale majus ; for. V.3,* foramen du rameau cutané récurrent du nerf trijumeau ; *pr. cor, processus coronoideus ; pr. ret, processus retroarticularis ; sur,* surangulaire.

b) *Vue latérale* (Fig. 32).

À l'avant, la symphyse est basse et longue. Le bord externe (b.ext) horizontal de la surface triturante est un peu épaissi ; le bord inférieur de la mandibule s'abaisse assez régulièrement de l'avant jusqu'à la verticale du processus coronoïde (pr.cor), à partir de laquelle il se redresse vers l'arrière jusqu'à l'extrémité postérieure. La vue latérale montre le fort redressement du dentaire (dent) vers le processus coronoïde.

La face latérale du dentaire est ponctuée de foramens nourriciers plus ou moins gros ; le plus important est le *foramen dentofaciale majus* (for.dent.ma) ; il est situé vers l'avant de la fosse dentaire externe (f.dent.ext) qui se prolonge au-delà de lui comme chez *T. triunguis*. La surface de la fosse est concave dans l'ensemble mais en fait ondulée avec deux concavités : l'antérieure avec le *foramen dentofaciale majus* et la postérieure plus profonde (fosse dentaire externe proprement dite). Le bord inférieur forme un épaississement qui s'atténue progressivement vers l'arrière du dentaire, lequel constitue presque toute la surface de la fosse. Au-dessus se trouve le coronoïde, puis en arrière le surangulaire ; celui-ci est percé d'un foramen pour un rameau mandibulaire du nerf trijumeau (for.V3), juste sous le rebord de l'*area articularis*.

Source : MNHN, Paris

c) *Face interne médiale.*

Conforme à celle de tous les *Trionyx* : elle comporte les deux *sulcus cartilaginis meckelii* des dentaires qui se joignent à l'avant en se prolongeant dans la symphyse en un canal horizontal large et haut au départ, s'amincissant vers l'avant.

Chaque *sulcus cartilaginis meckelii* est à l'arrière bordé inférieurement par l'angulaire qui s'étend entre la verticale de la concavité postérieure de la surface triturante et l'arrière du *processus retroarticularis* ; le *sulcus* s'enfonce, par le *foramen intermandibularis medius*, dans la fosse de Meckel, sous le préarticulaire qui en forme la paroi médiale.

Au bord supéropostérieur du *sulcus*, à la limite antérieure du préarticulaire, se situe le *foramen alveolare inferius* du canal alvéolaire qui s'enfonce dans le dentaire vers l'avant.

Comme chez tous les *Trionyx* s. l., le préarticulaire ne s'étend pas antéro-inférieurement au-delà de ce foramen qui est situé à la verticale de l'extrémité postérieure de la concavité de la surface triturante, c'est-à-dire au-dessous de l'avant du processus coronoïde.

3. — *La carapace.*

a) *Décoration :*

Carapace dorsale complètement ornée avec des bourrelets à crêtes relativement aiguës et irrégulières dans leur largeur, ramifiés en un réseau serré de cupules relativement petites en nid d'abeille. Plastron également très orné d'un réseau encore plus serré, plus ou moins orné de cupules ; les bourrelets étant très sinueux, étrécis et presque granuleux par places, les cupules souvent punctiformes chez les jeunes.

b) *Carapace dorsale :*

Contour ovale, presque quadrangulaire chez les adultes, à peu près aussi large entre les troisièmes et les sixièmes pleurales chez ART 103, ou plus large antérieurement : soit aux pleurales 3 (juvénile ART 104), soit aux pleurales 2 (ART 106).

— Mesures en mm :

| | longueur médiane | longueur maximum disque pleural | largeur maximum entre les extrémités des côtes libres |
|---|---|---|---|
| ART 104 | 145 | 135 | 160 |
| ART 103 | 300 | 250 | ? |
| ART 106 | 325 | 312 | 320 |

— Caractères :

Les carapaces sont plus ou moins bombées et déprimées médialement par suite de la fossilisation. Elles correspondent à la définition « *Amyda* » de Hay, 1908 (voir p. 137) : sans prénеurales et à huit paires de pleurales. La nuchale est bien développée. J'ai figuré pl. XIII fig. 1 et 3 un individu juvénile et un grand adulte.

— Sept neurales sur les trois carapaces complètes. La position de la neurale quadrangulaire peut varier chez *Trionyx* s. l., mais ici sur les trois carapaces entières conservées il s'agit de la neurale 5.

— Dimension des pleurales 8 par rapport aux pleurales 7 :

ART 104 (juvénile) supérieures aux septièmes en longueur médiale ;
supérieures aux septièmes en largeur au bord libre ;

ART 103 supérieures aux septièmes en longueur médiale ;
inférieures aux septièmes en largeur au bord libre ;

ART 106 supérieures aux septièmes en longueur médiale ;
supérieures aux septièmes en largeur au bord libre.

Source : MNHN, Paris

Rappelons que chez *Platypeltis* actuel les pleurales 8 ont disparu et que chez *Trionyx (Rafetus) euphraticus* elles sont typiquement « réduites », c'est-à-dire nettement plus courtes médialement et plus étroites postérieurement que les septièmes, en principe : elles varient en fait en proportions chez toutes les espèces (voir Hummel, 1929 et Heude, 1880 (*T. sinensis*)).

c) *Plastron :*

Mesures : tableau 7.

Les épiplastrons et entoplastrons ne sont pas conservés.

— Hyohypoplastrons : la morphologie est du type *Trionyx* s. s., comparable par exemple à *T. michauxi*. En général (mais pas toujours), plus le spécimen est grand et plus les apophyses sont englobées dans les callosités qui sont développées très précocement, même sur le xiphiplastron.

TABLEAU 7. — (Mesures en mm). Tableau de mesures du plastron de *Trionyx stiriacus* d'Artenay.

| | | Hyohypoplastron | | Hypoplastron | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | ART 276 | ART 279 | ART 280 | ART 281 | ART 282 |
| Longueur maximum | | 180 | 109 | 116 | 93 | 80 |
| Hyoplastron | Largeur postérieure (1) | 162 | 83 | 102 | 84 | 68 |
| | Longueur à la racine de l'apophyse médiale | 48 | 24 | 31 | 24 | 18 |
| | Epaisseur médiale à la suture hyohypoplastrale (2) | 6 | 4 | 4 | 4 | 2,5 |
| | Longueur à l'encoche axillaire | 45 | 21 | 20 | 20 | 15 |
| | Epaisseur maximum à l'encoche axillaire | 8 | 6 | 7 | 5,5 | 5 |
| | Longueur maximum médiale: 1) de la callosité(jusqu'à la base des apophyses) | 53 | 27 | 36 | 26 | 18 |
| | 2) totale | 55 | 32 | 49 | 33 | 22 |
| Hypoplastron | Longueur à l'encoche inguinale | 24 | 13 | | | |
| | Longueur maximum: 1) de la callosité(jusqu'à la base des apophyses) | 67 | 38 | | | |
| | 2) totale | 68 | 44 | | | |
| % | (1) épaisseur médiale / (2) largeur postérieure | 3,7 | 48 | 39 | 4,75 | 3,7 |

| Xiphiplastron | ART 278 | ART 278 bis | ART 285 |
|---|---|---|---|
| Longueur médiale | 76 | 65 (66 minimum) conservés | 30 conservés* |
| Largeur antérieure | 80 | 64 conservés (66 maximum) | 46 conservés (48 environ est.) |

* On ne peut estimer la longueur du plus jeune xiphiplastron.

Source : MNHN, Paris

– Hyoplastron (pl. XII, fig. 3) : le bord antérieur est sinueux, marqué d'une encoche axillaire peu prononcée du fait du développement précoce de la callosité : sur six hyoplastrons, un seul présente une encoche plus marquée, comme par exemple l'hyoplastron de la fig. 9 (Montmartre); l'autre encoche, médiale, recevait la pointe de l'épiplastron qui se logeait le long de l'apophyse antérieure médiale : cette encoche est d'autant plus prononcée que la callosité est développée, quelle que soit la dimension du spécimen, mais chez les plus grandes callosités, les apophyses médiales sont complètement englobées.

– Hypoplastron : j'ai figuré, pl. XII fig. 2, un spéciment juvénile où l'on voit la bordure continue d'apophyses médiopostérieures encore libres; pl. XII, fig. 3, les apophyses sont englobées. Aucun spécimen n'a deux lots d'apophyses discontinus, même si en face dorsale on voit que l'apophyse médiale antérieure est plus épaisse et plus longue que les suivantes. A l'arrière une encoche médiale du bord de l'os montre que le développement de la callosité laisse une fontanelle entre les os environnants; ceci même sur le plus grand spécimen (ART 276), où la callosité hyohypoplastrale est si développée qu'elle a un bord médian rectiligne jusqu'à cette fontanelle (fontanelle triangulaire de 24 mm de haut sut 40 mm de large); la callosité devait être jointive avec sa symétrique tout au long de ce bord.

– Xiphiplastron (pl. XIII fig. 4), trois spécimens : même sur le plus petit la callosité est déjà bien développée, surtout à l'avant et vers le milieu; chez les deux plus grands, plus complets (dont celui figuré, le plus grand), le bord antérieur n'est plus incurvé, médialement aux apophyses encadrant l'hypoplastron, mais rectiligne, de même que le bord médian qui joignait son symétrique tout au long de la callosité : la jonction était renforcée par l'imbrication de courtes apophyses et encoches alternant dans la tranche de l'un et l'autre bord.

Le bord latéral est encore un peu incurvé chez ART 278 bis et rectiligne chez ART 278 figuré, le plus grand xiphiplastron, bien triangulaire. Aucun n'a un bord latéral arrondi.

A partir des trois éléments connus du plastron (hyo-, hypo-, xiphiplastron), on peut reconstituer un plastron comparable à celui d'Erquelinnes de la Fig. 70. Un spécimen d'hyohypoplastron grand et développé, comme ART 276, mis en cohésion avec un xiphiplastron de taille correspondante, comme ART 278, donne un plastron au maximum de son développement; il ne reste qu'une petite fontanelle triangulaire entre l'épiplastron et les hyoplastrons et une autre également triangulaire et plus large que longue entre hypo- et xiphiplastrons. C'est un modèle massif comme en ont certains *Platypeltis* actuels et qui rappelle *Plastomenus*; il montre qu'il faut être prudent avant de donner à un spécimen le nom du genre *Plastomenus* uniquement d'après le caractère massif du plastron médio-postérieur.

La caractéristique de ce plastron, par ailleurs de type *Trionyx* s. s., est d'être très tôt massif jusqu'au xiphiplastron compris (callosités développées précocement) et d'avoir des xiphiplastrons triangulaires à peu près aussi longs que larges et non arrondis latéralement contrairement à d'autres espèces fossiles (*T. messelianus*, par exemple) et actuelles (*T. sinensis*, par exemple).

## C. – Comparaison de *T. stiriacus* et des autres espèces européennes connues par le crâne :

1) Comparaison de l'espèce d'Artenay avec *T. michauxi* et *T. sylvestris*.

On a déjà montré (p. 165 et suivantes) l'appartenance de ces espèces au genre *Trionyx* s. s. Ces espèces sont très proches les unes des autres; rappelons les différences essentielles du crâne d'Artenay :

– museau à surfaces triturantes plus étalées en largeur que chez *T. sylvestris* et à contour plus arrondi que chez elle et que chez *T. michauxi*. Épaisseur des os moins forte que chez la seconde (d'où notamment un palais moins concave et plus large séparé des concavités triturantes moins fortes par des bourrelets moins épais, des *processus articularis* du carré moins longs). Boîte crânienne à parois latérales un peu moins abruptes que chez les deux espèces;

– sillon palatin antérieur un peu plus large, sillon secondaire profond extrêmement réduit du fait de l'étalement complet du bec jusqu'à la ligne médiane. Choanes réduites. Orbites plus arrondies et plus courtes par rapport à la longueur du crâne.

Source : MNHN, Paris

2) COMPARAISON AVEC *T. messelianus* ET *T. capellinii.*

On a déjà parlé de ces espèces, provenant de Messel et du Monte-Bolca, et définies sur des carapaces ; on a vu que des restes de crânes existent pour ces deux espèces, mais que ceux-ci sont insuffisamment décrits ou en mauvais état ; que celui de Messel a des orbites grandes, longues et apparemment rapprochées et un museau pointu ; que ceux du Monte-Bolca sont encore moins définis mais apparemment d'un type différent de *T. michauxi*, bien qu'avec des orbites également grandes, sauf peut-être l'holotype de *T. capellinii* ; les mandibules trouvées avec les carapaces ont une symphyse longue, celle de Messel étant lisse dorsalement et les autres inconnues sur ce point. Aucun de ces crânes ne paraît dilaté comme *T. stiriacus* d'Artenay.

3) AUTRES ESPÈCES D'EUROPE CONNUES PAR DES CRÂNES.

a. — *T. henrici* Owen, 1849, *in* Boulenger, 1891, du Bartonien du Hordwell (Hampshire), le crâne attribué à cette espèce a été détruit pendant la guerre ; fragmentaire et figuré dorsalement seulement, le museau paraît long, large sans dilatation postérieure, à orbites allongées et grandes par rapport au crâne et à espace interorbitaire relativement large.

b. — *T. anthracotherium* Portis, 1883, de Nuceto, Italie, « Tongrien » : le crâne, que j'ai observé dans la collection IGPG de Padoue, n'est pas dégagé ventralement. Il paraît avoir été massif, à os épais, et espace interorbitaire large ; on ne saurait en dire plus, tant il est déformé.

c. — *T. italicus* Schauroth, 1865, de Monteviale (Italie), « Sannoisien ». J'ai observé les collections de Turin, Vérone et Padoue et, d'après les carapaces, j'estime que toutes les espèces créées sur les différents spécimens du Monteviale sont synonymes de *T. italicus* (voir Hummel, 1929, le groupe *italicus*). Les restes de crânes et mandibule (IGPG, 1921 ; crâne du type de *T. capellinii* var. *schaurothianus* Negri, 1893, IGPG ; crâne de *T. capellinii* var. *montevaliensis*, MGSN de Vérone) sont encore en très mauvais état et non dégagés ventralement. On ne peut dire s'il s'agit de crânes dilatés ou non aux surfaces triturantes ; le crâne de la « variété *schaurothianus* » paraît large mais il se présente de 3/4, postéroventralement ; celui de Vérone, vu dorsalement, paraît aussi assez large comme celui de *T. anthracotherium*, mais il est très érodé. Celui du spécimen IGPG 1921 est écrasé ; la mandibule visible ventralement a une symphyse longue à contour plus proche de celle d'Artenay que de celle des spécimens de France plus anciens et on ne peut préciser si les surfaces étaient bien dilatées ou non.

Tous ces crânes sont petits par rapport aux trois crânes connus en France (Mancy et Artenay).

d. — *T. bohemicus* Liebus, 1930, du Miocène inférieur de Preschen (Tchécoslovaquie), du groupe *preschenensis* Laube, 1898 *in* Hummel, 1929, n'est pas dégagé ventralement ; le museau est trapézoïdal, large antérieurement mais peut-être incomplet, les orbites sont longues et grandes pour le museau et rapprochées.

e. — Groupe *T. stiriacus* Peters, 1855, de Wies-Eibiswald, Steiermark, Autriche ; Miocène, Burdigalien supérieur-Helvétien inférieur ; le ou les crânes portent les noms d'une part de *T. petersi* Hoernes, 1881 et d'autre part de *T. hoernesi* Heritsch, 1909 *in* Glaessner, 1933 ; il n'est pas dit clairement si l'on a affaire à un même spécimen dans les deux cas, ce que je crois d'après la similitude des contours du museau dessiné par Hoernes et de celui photographié par Glaessner ; de toute façon, je pense que ces deux noms ne sont probablement pas valables et que toutes les espèces du groupe *stiriacus* peuvent être synonymes.

Le crâne : le spécimen appelé *T. hoernesi* par Glaessner (Pl. XXII fig. 2 et 3) est un museau qui, d'après la réduction donnée par cet auteur, a la même longueur que celui du crâne figuré d'Artenay ; environ 37,5 mm de l'extrémité antérieure jusqu'à l'avant des choanes. En vue ventrale, le contour du museau est similaire, arrondi, large avec un léger resserrement à la hauteur du foramen intermaxillaire ; sa largeur maximum est d'environ 52 mm, le foramen intermaxillaire large et ovale a environ 12 mm de long, les choanes petites (on ne voit pas distinctement si leur bord postérieur est complet) sont distantes d'environ 23 mm dudit foramen ; le sillon palatin antérieur, large, a des bords conver-

Source : MNHN, Paris

gents de l'arrière vers l'avant, puis parallèles en avant des choanes, la crête médiale de la surface triturante qui souligne ces bords paraissant bien marquée ; on ne voit pas nettement sur la photographie si le bec s'étale jusqu'à la ligne médiane, mais on ne voit pas non plus sa limite entre cette ligne et la crête médiale.

En vue dorsale, l'espace interorbitaire est large et les orbites arrondies, mais on ne peut estimer leurs proportions relatives, ne connaissant pas le degré d'inclinaison du spécimen sur la photographie.

Tous ces caractères et particulièrement les mesures (même approximatives) sont conformes à ceux des deux spécimens d'Artenay, sauf pour la profondeur du sillon palatin antérieur, peut-être plus concave sur le spécimen autrichien.

— La portion de mandibule qui accompagne le museau (Fig. 4) est tout à fait similaire à celle d'Artenay ; symphyse allongée, étrécie avant l'extrémité antérieure arrondie, lisse et à peine concave entre les bords un peu redressés, ponctués de gros foramens alvéolaires et, dans la partie postérieure, bourrelet avec rugosités radiaires médialement.

— Les restes de carapaces de Wies-Eibiswald qui ont reçu les différents noms d'espèces du groupe, énoncés en tête du chapitre de *T. stiriacus*, sont conformes au modèle *Trionyx* s. s. Les proportions varient comme chez tous les *Trionyx* s. l. ainsi que les contours, notamment en fonction du stade de croissance ; la décoration varie aussi suivant les différentes parties de la carapace dorsale ou du plastron.

Or, toutes les carapaces d'Artenay entrent, par leurs caractères, dans le cadre des variations des « espèces » de Wies-Eibiswald ; on a déjà signalé que le spécimen « *T. septemcostatus* » du groupe *stiriacus*, à sept paires de pleurales, n'est pas un *Platypeltis* ; sa septième paire est importante et représente en fait les pleurales 7 et 8 fusionnées de chaque côté (voir Hoernes, 1881, Fig. 3 et 4).

Il n'y a pas de restes de plastrons adultes aussi complets et massifs qu'à Artenay ; Hoernes (1909) en a figuré plusieurs concordant avec ceux d'Artenay, à stade de développement équivalent ; hyohypoplastrons et xiphiplastrons adultes de « *septemcostatus* », Fig. 1, et d'*hoernesi*, Fig. 2, juvéniles de *peneckei*, Pl. X.

Aucune autre espèce du Miocène d'Europe ne présente autant de concordance avec celle d'Artenay. Comme je ne connais la faune d'Eibiswald que par la littérature, je ne peux réunir définitivement en une seule toutes les « espèces » de ce gisement et affirmer la présence de *T. stiriacus* en France ; en désignant l'espèce d'Artenay sous le nom de *T. stiriacus* s. l., j'entends montrer son appartenance à ce groupe.

f. — Espèces plus récentes que *T. stiriacus*.

Elles n'appartiennent pas au modèle à museau dilaté large, mais au modèle *T. triunguis* non broyeur, à museau étroit et assez long. Il faudra réétudier les spécimens afin de redéfinir les espèces.

1°) *T. rostratus* Arthaber, 1898, d'Au bei Wien, Leithalkalk, Tortonien ou Sarmatien d'Autriche et *T.* aff. *rostratus*, *in* Glaessner, 1933, de Leobersdorf bei Wien, « Pontien inférieur », Autriche, comportent le crâne figuré en face ventrale. Le crâne du premier se distingue de *T. stiriacus* s.l. par ses proportions, par son museau à peine dilaté à l'arrière et par le bord médial du bec non étalé jusqu'à la ligne médiane ; les choanes paraissent grandes, mais je suis persuadée que leur bord postérieur est brisé comme chez *T.* aff. *rostratus*, à droite. Ce dernier a la morphologie de *T. triunguis*, ce que Glaessner avait remarqué.

La mandibule de *T. rostratus* a une symphyse mandibulaire relativement étroite, longue et lisse.

2°) Le crâne de *T. cortesii* (Portis, 1885), Pliocène probable d'Italie du Nord (Montezago?), n'est pas figuré ni dégagé ventralement. Sa vue latérale montre qu'à première vue rien ne l'écarte de *Trionyx* s. s.

3°) Le crâne de *T. pliocenicus* Lawley, 1876, *in* Fucini, 1912, = *T. pliopedemontanus* Sacco, 1889, du Pliocène de Malpessi, Toscane (Italie), est réduit à un fragment dorsal à espace interorbitaire large et orbites probablement allongées ; la mandibule et le plastron paraissent intermédiaires entre *T. stiriacus* et *T. triunguis* ; le museau était étroit d'après la mandibule qui a une symphyse étroite et longue avec des rugosités sur deux crêtes situées vers l'arrière, dans le prolongement des bords médiaux des branches dentaires triturantes.

Source MNHN, Paris

Les xiphiplastrons sont triangulaires comme à Artenay, mais plus allongés et moins unis postéromédialement.

4°) Le crâne de *Procyclanorbis sardus* Portis, 1901, du Miocène supérieur de Sardaigne, n'est pas de *Trionyx* mais d'un Chélonidé.

4. — CONCLUSION :

Après cette rapide revue des espèces connues (plus ou moins bien) par le crâne, il apparaît que le nombre d'espèces de *Trionyx* doit être réduit, plus encore probablement que ne le prévoyait Hummel (1929, 1932) en faisant ses regroupements. L'espèce *T. triunguis* au sens paléontologique, c'est-à-dire au sens très large de lignée *triunguis*, se manifeste dès le Miocène supérieur d'Autriche avec *T. rostratus*. La révision du matériel européen montrera peut-être à quelle époque précise cette espèce est réellement apparue, mais je considère qu'elle est probablement issue de la lignée qui a débuté à l'Eocène inférieur. Le dégagement des faces ventrales des crânes mal connus, apparemment moins dilatés que celui d'Artenay, nous montrera si leur morphologie palatine concorde bien avec le type *Trionyx* s. s. Une étude comparative de spécimens africains de *T. triunguis* broyeurs et non broyeurs sera nécessaire pour faire la part des adaptations au régime dans le genre.

*Tableaux comparatifs de mesures des crânes et mandibules du Thanétien, Yprésien et Burdigalien de France.*

TABLEAU 8. — (Mesures en mm). Tableau de mesures des mandibules du Mont-de-Berru : *Trionyx* sp.

| | BR 9074 | BR 9059 | BR 9075 | BR 9073 |
|---|---|---|---|---|
| 1. Longueur depuis l'extrémité antérieure de la symphyse jusqu'à l'extrémité postérieure de la surface triturante | 30 | 36 | env. 40 ? | 48 |
| 2. Largeur maximum de la surface triturante juste en arrière de la symphyse | 8 | 13 | 15 | 19 |
| 3. Hauteur maximum du dentaire sous la surface triturante | 13 | 16 | 20 | 22 |
| 4. Longueur maximum de la symphyse | 17 | 20 | ? | 27 |
| 5. Hauteur postérieure maximum de la symphyse | 7 | 11 | ? | 13 |
| 6. Longueur maximum conservée du dentaire en projection longitudinale | 37 | 50 | 44 | 49 |
| 7. Largeur maximum de la mandibule à l'arrière des surfaces triturantes | env.36 | 40 | ? | 2 x 28 = 56 (env.) |
| 2/1. Rapport largeur/ longueur de la surface triturante: augmente avec l'âge | 26,5% | 36% | 37%? | 39,5% |
| 2/3. Rapport largeur de la surface triturante/ hauteur dentaire: augmente avec l'âge | 61,5% | 81% | 75% | 90% |
| 4/1. Rapport longueur symphyse/ longueur surface triturante: constant | 56,5% | 55,5% | ? | 56% |

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 9. — (Mesures en mm). Tableau de mesures des mandibules de l'Yprésien du Bassin Parisien (*Trionyx michauxi?*) et du Burdigalien d'Artenay (*Trionyx stiriacus*).

| | Yprésien | | Burdigalien |
|---|---|---|---|
| | AL 9207 | B 851 | ART 102 |
| 1. Longueur jusqu'à l'extrémité postérieure de la surface triturante | 43 | estimée: 56 à 60 | 51 |
| 2. Largeur maximum de la surface triturante droite, juste en arrière de la symphyse | 19 | 23 | 21 |
| 3. Hauteur à l'extrémité postérieure dentaire dorsale de la surface triturante | 19 | (22 conservée) | 25 |
| 4. Longueur symphyse maximum | 31 | cons.: 30 est.: 36 | 36 |
| 5. Hauteur postérieure maximum de la symphyse | 12 | 15 | 14 |
| 6. Longueur dentaire conservée | 43 | 48 | 80 (complète) |
| 7. Largeur maximum de la mandibule à l'arrière des surfaces triturantes | 42 est.: 44 | env. 52 estimée | 55 |
| 8. Longueur médiane de la mandibule complète | | | 90 |
| 9. Largeur maximum de la mandibule, aux facettes articulaires | | | 67 |
| 10. Largeur aux processus coronoïdes | 19 | (22 conservée) | 56 |
| 11. Hauteur au processus coronoïde | | | 38 |
| 2/1. Rapport largeur/longueur surface triturante (augmente avec la croissance à Cernay) | 44% | (env. 38%) | 41% |
| 2/3. Rapport largeur surface/hauteur dentaire (augmente avec la croissance à Cernay) | 100% | 104% | 84% |
| 4/1. Rapport longueur symphyse/longueur surface triturante (constant avec la croissance à Cernay) | 72% | (env. 60-65%) | 68% |

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 10. — (Mesures en mm). Tableau de mesures des crânes de Mancy (*Trionyx michauxi*) et Artenay (*Trionyx stiriacus*).

| | Mancy | Artenay | |
|---|---|---|---|
| | MCY 1 | ART 101 | ART 100 |
| Longueur du crâne, de l'extrémité antérieure au condyle occipital | 104 + 2 estimés | 102 | 101 + 3 estimés |
| Longueur du museau jusqu'à la racine ventrale de l'arcade jugale, à la suture maxillaire-jugal | env. 42 | 40 | env. 40 |
| Longueur du maxillaire jusqu'à cette racine jugale | 38 | 37 | |
| Longueur du foramen intermaxillaire | 8 (env.11) | 12 | 8 (env.10) |
| Longueur de la choane droite | 5 max. | 3,5 | 2 à 5 |
| Distance foramen intermaxillaire-choanes | 23 (env.28) | 23 | ( 19) |
| Largeur du museau au bord externe ventral des racines jugales | 63 | 65 | 62 |
| Largeur maximum du museau entre les bords externes des surfaces triturantes | 55 | 55 | 55,5 |
| Hauteur du maxillaire au-dessous des orbites droite et gauche | 17 et 16 | 17 et 19 | 16 et 16 |
| Longueur des orbites droite et gauche | 21 et 23 | 18 et 18 | 18 et 19 |
| Hauteur des orbites droite et gauche | 20 et 20 | 18,5 et 18 | 18 et 18,5 |
| Longueur de l'espace antéorbitaire | env. 17 | 17 | env. 17 |
| Largeur de l'espace interorbitaire | env. 16 | 16 | 15,5 |
| Longueur des arcs postorbitaires droit et gauche | 7 à 9 | 8 et 8,5 | 8,5 et 7,5 |
| Largeur postérieure maximum du crâne, aux carrés | 77,5 | 77 | 75,5 |

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 11. — (Rapports en %). Tableau des rapports de mesures des crânes de Mancy (*Trionyx michauxi*) et Artenay (*Trionyx stiriacus*). Les caractères marqués des abréviations « const, dim, aug et var », sont constants, diminuent, augmentent ou varient, respectivement, avec l'âge chez les espèces actuelles.

| | Mancy | Artenay | |
|---|---|---|---|
| | MCY 1 | ART 101 | ART 100 |
| Longueur museau/longueur crâne (const) | 38<br>env. 39,5 | 39 | env. 38 |
| Longueur foramen intermaxillaire/longueur museau | env. 26 | 30 | |
| Longueur choanes/longueur museau | 7 à 12 max. | 8,75 | 5 à 10 |
| Largeur museau/longueur crâne | env. 59 | 64 | env. 60 |
| Largeur surface triturante/longueur maxillaire | 144 | 148 | |
| Longueur museau/largeur museau (const) | env. 66,5 | 61,5 | env. 64 |
| Longueur orbites/longueur crâne (dim) | env. 20:<br>19,8 et 21,5 | 17,6 | 17 à 18 |
| Longueur/hauteur orbites droite et gauche (const) | 105 et 116 | 97,5 et 100 | 100 et 102 |
| Largeur espace interorbitaire/longueur crâne (aug) | env. 15 | 15,7 | env. 15 |
| Longueur arc postorbitaire/longueur crâne (var) | env. 6,5<br>et 8,5 | 7,8 et 8,3 | env.8 et 7,2 |

Source : MNHN, Paris

## TROISIÈME PARTIE DE L'ÉTUDE DU GENRE *TRIONYX* s. s.
## CATALOGUE DES SPÉCIMENS FRANÇAIS
## PROVENANT DE L'ÉOCÈNE MOYEN AU PLIOCÈNE

Je donnerai la liste du matériel par gisements et par périodes :

A — Eocène moyen et supérieur, Ludien compris.

B — Oligocène s. s. et Miocène inférieur : Stampien-Aquitanien.

C — Miocène moyen : Burdigalien-Helvétien inférieur.

D — Pliocène.

Les coupures des chapitres sont ainsi faites que l'on puisse séparer les gisements sans ambiguïté ; certains gisements d'âge imprécis sont en effet soit bartoniens, soit ludiens ; d'autres sont soit stampiens, soit aquitaniens.

Dans chaque période, les gisements sont placés par région (voir Fig. 1, régions 1 à 6) et, si possible, dans l'ordre de la stratigraphie ; dans le cas de gisements contemporains, par ordre alphabétique des départements (Fig. 1) et des gisements.

Il faut remarquer qu'aucun Trionychidé n'a jamais été trouvé en France entre l'Helvétien inférieur et le Pliocène de Montpellier. Au cours de ce catalogue, diverses remarques seront faites à propos des espèces, ainsi que des comparaisons à l'échelle européenne.

### A. — Eocène moyen et supérieur.

Tous les spécimens doivent porter la mention de *Trionyx* sp.

1. Lutétien.

*Région 2* : Ouest.

— Argenton-sur-Creuse (Indre), Fig. 51, point 1, Lutétien inférieur :

« *Trionyx* des marnières d'Argenton », Cuvier, Ossemens fossiles, éd. 1836, p. 331 : spécimens considérés comme perdus.

*Région 5* : Languedoc.

— Issel (Aude), Fig. 54, point 2, Lutétien supérieur :

*Trionyx* des couches de graviers des environs de Castelnaudary, Cuvier, Ossemens fossiles, 1824, p. 226 = *Trionyx doduni* Gray, 1831.

Matériel conservé : MNHN, n° 8330 et 8372, un fragment latéral de pleurale et un fragment indéterminé, *Allaeochelys* non exclus.

« *Emys* sp. » Bergounioux, 1936*a*, p. 11 : UL, n° 92855, moule interne de carapace dorsale de 400 mm de longueur médiane.

*Remarque* : on ne peut conserver le nom de *T. doduni* insuffisamment étayé.

2. Bartonien s. s.

*Région 5* : Languedoc.

— Bartonien du Castrais (Tarn) à *Allaeochelys parayrei*, Fig. 54 : Lautrec, point 10, « La Bastide » à Gibronde, Sicardens, point 11.

Matériel : MHNT, moules interne et externe de carapace dorsale avec les pleurales 1 et les neurales 1 et 2 (Lautrec) ; moule interne d'une demi-carapace dorsale (Sicardens) : huit fragments de pleurales (La Bastide).

*Remarque* : décoration cupulée, fine, bourrelets à crête arrondie émoussée.

Source : MNHN, Paris

3. Ludien : Eocène supérieur.

*Région 1 : Bassin Parisien.*

– Montmartre (Seine), Fig. 50, point 34 ; Romainville (Seine-Saint-Denis), Fig. 50, point 33 : gypse de Paris et Montmartre, Ludien

« *Trionyx* et Emydes d'eau douce (*ex parte*) des Plâtrières de Paris », Cuvier, Ossemens fossiles, 1824, p. 222 = *T. parisiensis* H. v. Meyer, 1832.

Matériel : MNHN : 1) collection Cuvier, éd. 1824, Pl. 76-77 et éd. 1836, Pl. 157 :

– *Trionyx in* Cuvier : Fig. 9, n° 8261, coracoïde ; Fig. 1, n° 8265, pleurale gauche ; (Fig. 2, n° 8264, pleurale perdue).

– « Emyde d'eau douce » *in* Cuvier : Fig. 20, n° 8238, portion de fémur droit ; n° 8239, fémur gauche, non figuré *in* Cuvier.

2) Collection Munier-Chalmas 1951-1 : un fémur droit (gypse de Romainville).

3) GY 11 (n° 6403) : un hyoplastron gauche, figuré ici pl. XII, fig. 9 : collection Cuvier?

*Remarque :* l'hyoplastron GY 11 présente une décoration à cupules abondantes et profondes et bourrelets à crête arrondie. La callosité est relativement peu développée à l'encoche axillaire qui est nette.

Le nom de *T. parisiensis* ne peut être retenu.

*Région 5 : Aquitaine.*

*Gironde :*

– Falaise de Baby, rive gauche de la Dordogne, Fig. 54, point 16 :

*Trionyx* sp. *in* Bergounioux, 1935, p. 77.

Matériel : UBT, collection Maurin (don du Musée de Libourne) : reste de carapace, avec le quart antérieur droit de la carapace dorsale et un fragment d'hyoplastron, le coracoïde droit, un fragment de scapula et un fragment de main.

Collection Ringeade : trois fragments de pleurale et un fragment de plastron.

– La Crave, commune de Bonsac, Fig. 54, point 15 :

« *Trionyx* et Emyde (*ex parte*) de la molasse du département de la Gironde », Cuvier, Ossemens fossiles, 1824, p. 224 = *T. laurillardi* Gray, 1831.

Matériel : MNHN, collection Cuvier, don du Duc de Cazes, 1821 : 23 des 28 fragments numérotés de 8288 à 8316 : 15 fragments de pleurales, 3 de nuchale, 1 de neurale, 3 de plastron, 1 scapula ; 1 humérus gauche (« Emyde » *in* Cuvier fig. 19).

*Remarques :* décoration à grosses cupules, bourrelets assez larges, parfois fragmentés en points.

L'espèce *laurillardi* ne peut être retenue.

– Plassac : âge? Bartonien s. s. ou Ludien?

MHNB : 8 fragments de pleurales.

*Remarques :*

Les Trionychidae de l'Eocène supérieur de France sont à peu près contemporains de plusieurs espèces d'Europe hors de France :

1) En Angleterre : le groupe *T. henrici* Owen, du Hordwell (Bartonien) décrit par Owen et Bell, 1849 (voir Hummel, 1929).

Parmi les « espèces » du groupe, *T. plonus* comporte une décoration semblable à celle des spécimens de Baby (voir Owen et Bell, pl. XIX, C, fig. 1).

Les « espèces » *barbarae, marginatus* et *incrassatus* ne se distinguent absolument pas de *henrici* : des caractères variables tels que le nombre des neurales, leur disposition, le contour général et les proportions des pleurales sont même globalement identiques. L' « espèce » *rivosus* est un jeune, ainsi que Lydekker, 1889 le mentionnait : côtes dépassant largement les pleurales, bourrelets formant des plis longitudinaux. Le plastron d'*incrassatus* est conforme à celui de *Trionyx* s. s., avec un épiplastron à bord rectiligne comme, par exemple, celui de *T. messelianus* de Messel et contrairement à celui des espèces du Mont-de-Berru et d'Erquelinnes. Une mandibule (BM 30410 c) provenant du Hordwell ressemble à celle de *T. triunguis* avec sa symphyse modérément longue et relativemeent étroite, lisse.

2) En Italie : le groupe *italicus* de Monteviale (Sannoisien), dont on a déjà parlé à propos de *T. stiriacus* est également conforme au type *Trionyx* s. s. J'ai figuré un hyohypoplastron, pl. XIII fig. 11, dont on peut comparer l'hyoplastron à celui de Montmartre, pl. XII fig. 9 : ils ne sont pas ressemblants, celui d'Italie étant plus étroit mais plus épais avec une callosité plus développée en longueur, d'où une encoche axillaire non marquée, sa décoration n'étant pas du même modèle : granuleuse et non cupulée.

En fait les spécimens de France sont tout à fait indéterminables spécifiquement.

Source : MNHN, Paris

## B. – Oligocène et Miocène inférieur : Stampien-Aquitanien.

Tous les spécimens doivent porter le nom de *Trionyx* sp. Ils sont plus complets qu'à la période précédente.

Région 4 : Centre, département de l'Allier,

*Région de Saint-Gérand-le-Puy*, Fig. 53, Stampien supérieur et Aquitanien.

– Saint-Gérand-le-Puy, point 40.

Matériel :

MNHN : 1) coll. 1871-501 et 1871-502 : 37 fragments de pleurales, dont un marqué « Montaigu » (SG 345) : Montaigu-le-Blin est une biozone de Mammifères de l'Aquitanien moyen, mais on ne peut savoir si tous les fragments de ces collections en proviennent. Le spécimen SG 332, Pl. XII fig. 5, est représentatif de la décoration de tous les fragments de pleurales.

3 neurales, dont SG 348, Pl. XII fig. 4.

7 fragments de plastron : hyoplastrons, dont SG 334, Pl. XII fig. 8, hypoplastrons dont SG 346, Pl. XII fig. 6 et xiphiplastrons, dont SG 353, Pl. XII fig. 7.

1 fémur incomplet.

2) Coll. Grandchamp : 2 fragments de pleurales juvéniles.

3) Coll. Croizet, n° 8524 : 1 fragment de pleurale.

*Remarque :* On notera la différence de la décoration suivant l'élément de la carapace dorsale ou du plastron. En ce qui concerne les pleurales, l'ornementation est faite de bourrelets relativement étroits et aigus, séparant des cupules relativement plus larges. L'hypoplastron, Pl. XII fig. 6, montre bien les apophyses médiopostérieures en bordure continue ; malgré sa taille, la fontanelle postérieure médiale est plus importante que celle de *T. stiriacus* (Fig. 2 et 3), mais pas plus que celle des spécimens du Stampien de La Milloque, Fig. 1. Le xiphiplastron avait une callosité bien développée, triangulaire.

Notons que Pomel (1846) fut le premier à signaler la présence de *Trionyx* à Saint-Gérand-le-Puy.

– Tréteau, point 37.

Matériel : UD, n° 20764 : 1 fragment de pleurale.

Région 5 : Aquitaine-Languedoc.

*Gisements*, localisés Fig. 54, par département et par ordre alphabétique.

*Aude.*

– Armissan, point 55, Stampien-Aquitanien.

Matériel : 1) BM, coll. Vaquez, R 5493 : fragments de carapaces marqués « *T. armissansis* Gervais », *nomen nudum* (il n'existe pas d'espèce de ce nom dans la littérature de Gervais).

2) MHNT : plusieurs spécimens faits d'empreintes ventrales de carapaces dorsales portant encore quelques plaques : *T. mourieri* Bergounioux, 1935 ; la Pl. XII fig. 1 de cet auteur illustre cette « espèce », qui serait également représentée par quelques fragments conservés au Musée d'Histoire Naturelle de Narbonne (Aude) que je n'ai pas visité.

3) UD : *T. ciryi* Bergounioux, 1935 (spécimen n° 2 décrit p. 129-130) squelette partiel d'un individu avec l'empreinte ventrale de la carapace dorsale portant la série neurale incomplète et une partie des pleurales adjacentes ; quelques fragments du cou (une vertèbre cervicale), les membres antérieur et postérieur droits, les apophyses hyohypoplastrales et le reste d'un pubis.

Le spécimen n° 1 de Bergounioux (Pl. XI, Fig. 1 de l'auteur) est considéré comme perdu.

4) UM : *T. chaubeti* Bergounioux, 1935, Pl. XII fig. 2, déjà représenté par Gervais, 1867-1869, Pl. XL fig. 2 (inversé) ; partie gauche de carapace dorsale.

Le spécimen de *T. acutiformis* Bergounioux, 1935, Pl. XI fig. 2, n'a pas été retrouvé.

*Remarque :* les cupules de la décoration sont petites et nombreuses, leurs bourrelets émoussés ; suivant les spécimens elles sont plus ou moins enfoncées, quoique relativement peu profondes. Il est probable qu'une seule espèce est présente dans le gisement. La décoration est différente de celle de Saint-Gérand-le-Puy et voisine de celle de spécimens du Stampien. Les noms donnés par Bergounioux ne peuvent être retenus, pas plus que celui d' « *armissansis* ». Gervais, 1869 (Pl. XL fig. 2) figure un fragment et mentionne seulement à Armissan la présence de *Trionyx* sp.

*Dordogne.*

– Pourquette (Sainte-Marthe), commune d'Eymet, point 19. Stampien inférieur : Molasse de l'Agenais d'âge équivalent au Calcaire à Astéries de la Gironde.

Matériel : Coll. Ringeade (Bordeaux-Talence) : 3 fragments, dont 1 juvénile.

Source : MNHN, Paris

*Haute-Garonne.*

— Caignac, point 43, Stampien supérieur (terminal ; passage à l'Aquitanien *in* Marguerite Richard, 1946).

Matériel : MHNT, coll. Noulet : « *T. miocenicus* Noulet », *nomen nudum* ; une carapace dorsale et son moule externe. Quelques fragments divers.

*Remarque :* décoration de nombreuses petites cupules, bourrelets à crête plutôt arrondie.

— Crépiac et ses environs, point 40, Stampien supérieur possible.

Matériel : MHNT : pleurales.

— Peehbonnieu, point 38, Stampien supérieur (terminal, passage à l'Aquitanien *in* M. Richard).

Matériel : MNHN, coll. Noulet : fragment de plastron.
MHNT, coll. Noulet : quelques fragments de carapace, dont un d'hyoplastron droit latéral.

*Gironde.*

— Aillas, point 51 bis, Aquitanien moyen, niveau des Marnes à Unios du Bazadais, équivalent à la zone de Montaigu-le-Blin de Saint-Gérand-le-Puy.

Matériel : 2 fragments de pleurales.

— Gans, point 51, Aquitanien, Marnes à Unios du Bazadais.

Matériel : UL : fragment de plastron (marqué Calcaire blanc de l'Agenais).
UBT : fragment de pleurales et neurales.
UAM : 1 fragment.

— La Souys, point 46, Calcaire à Astéries, Stampien supérieur marin.

Matériel : UBT : 1 fragment de pleurale marqué *T. (Amyda)* aff. *burdigalensis* Bergounioux.

— Saint-Sulpice-de-Guilleragues, Calcaire à Astéries.

Matériel : MHNB : 6 fragments de pleurales.

— Saint-Vivien-de-Monségur et Monségur, point 26, Calcaire à Astéries.

Matériel : MHNB : 2 fragments de plastron ; une demi-carapace dorsale antérieure marquée « *T. rieosus* » et type de *T. burdigalensis* Bergounioux, 1935.

*Remarque :* décoration avec peu de cupules en périphérie, des bourrelets relativement larges et à sommet aplati. Le nom de *T. burdigalensis* ne peut être retenu.

*Lot-et-Garonne.*

— Gaillac, point 32, Stampien moyen (M. Richard).

Matériel : MHNT, coll. Noulet, « Tranchée du chemin de fer de Gaillac à Cutenzac-sur-Yère » : portion de carapace dorsale et 5 fragments de pleurales.
MNHM, coll. Noulet « Altitude 230-250 m » : 1 nuchale.

— Hautevignes, point 31, Stampien supérieur. « *Trionyx* des couches de gravier et d'argile de Hautevignes », Cuvier, Ossemens fossiles 1824, p. 226, = *T. amansi* Cray, 1831.

Matériel : MNHN, coll. de Cuvier : 6 fragments.
MHNT : 1 fragment de pleurale.

*Remarque :* Le nom de *T. amansi* ne peut être conservé.

— La Milloque, point 29, Stampien supérieur.

Matériel : MNHN, coll. Filhol, 1903-1 : nombreux petits fragments de carapace.
MHNB : 3 pleurales.
UAM (Saint-Charles) : nombreux fragments.
UL : fragments de pleurales et 1 hypoplastron droit.
UP : récoltes Guth : 31 fragments de pleurales, 2 de nuchales, 8 de plastron.

Récoltes Brunet : deux et demie carapaces, dont LM 1966 — R 20, Pl. IX fig. 4 ; 6 fragments de pleurales, 1 neurale, 8 fragments d'hyoplastrons dont LM 1966 — R 16, Pl. XII fig. 1 ; 3 humérus, 1 fragment de grosse scapula.

*Remarque :* la décoration des carapaces dorsales est très serrée, les cupules étant petites ; les bourrelets vermiculés des plastrons sont serrés et arrondis au sommet, fréquemment fractionnés.

Par sa décoration, l'espèce de La Milloque paraît distincte de celle du Calcaire à Astéries et identique à celle de Saint-Thomas et Moissac. Il n'est pas possible de dire s'il s'agit de la même qu'à Hautevignes (« *T. amansi* »). Le type de décoration fait penser à celui de *T. stiriacus* d'Artenay, en moins aigu et en plus serré.

— Moissac, point 35. Ancien gisement : Stampien moyen *in* M. Richard, *Trionyx* sp. *in* Bergounioux, 1935, p. 143.

— Moissac II : Stampien supérieur (comme La Milloque).

Source : MNHN, Paris

Matériel : UP VI, récoltes De Bonis : 4 fragments de pleurales, 1 fragment de xiphiplastron, fragments indéterminables.

*Remarque :* même décoration fine qu'à La Milloque, même espèce probablement.

– Rabastens, point 33, Stampien moyen (M. Richard).

Matériel : MHNT, coll. Noulet, « Route de Vertus à Rabastens » : quelques pleurales.

– Saint-Thomas, point 30, Stampien supérieur, comme La Milloque (point 29).

Matériel : UP, récoltes Brunet, 1962 : 2 fragments de pleurales.

*Remarque :* même décoration qu'à La Milloque.

*Tarn-et-Garonne.*

– Dieupentale, point 34. Stampien supérieur (M. Richard).

Matériel : MHNT; nombreux fragments et une carapace dorsale incomplète : *T. dienpentalensis* Bergounioux, 1935, Pl. X fig. 1; 1 carapace dorsale non dégagée.

*Remarque :* l'espèce ne peut être redéfinie.

Région 6 : Provence.

*Alpes de Haute-Provence.*

– Volx, point 35, Fig. 53 : Lignites de Bois d'Assot, près de Manosque. Stampien (ou Aquitanien inférieur?).

Matériel : MNHN, coll. École des Mines : 1 individu comportant l'empreinte de la carapace dorsale, du cou et du cerveau avec quelques fragments d'os.

*Bouches-du-Rhône.*

– Aix-en-Provence, point 33, Fig. 53, Gypse. Stampien ou Aquitanien inférieur.

« *Trionyx* des plâtrières d'Aix », Cuvier, Ossemens fossiles, 1824, p. 223, décrite précédemment comme « *Trionyx mammifer* » par Bourdet de la Nièvre dans un manuscrit non publié, sauf un extrait en 1822 où *Trionyx* est mentionné sans description. Le nom a été repris par Fitzinger, 1836 : *T. mammifer*.

Le spécimen n'a pas été retrouvé et l'« espèce » ne peut être retenue.

## C. – Miocène moyen = Burdigalien et Helvétien inférieur.

Seule l'espèce d'Artenay est déterminée sous le nom de *T. stiriacus* s.l. Les autres spécimens doivent porter la mention de *Trionyx* sp.

Région 2 : Faluns savignéens, Sables de l'Orléanais, Faluns pontiléviens.

1. – *Faluns savignéens d'Anjou.*

Le falun marin d'Anjou comporte des restes de Mammifères et de Reptiles continentaux qui ont été remaniés à l'Helvétien inférieur à partir d'une couche d'âge burdigalien inférieur : cette couche a été trouvée en place à la carrière de « La Brosse » à Dénezé (Ginsburg et Janvier, 1970; Ginsburg, 1972 d).

Les restes de *Testudo* et de *Ptychogaster* des gisements sont du même stade évolutif que ceux des gisements du Burdigalien inférieur de Neuville et Chilleurs (Orléannais), mais il est possible que quelques éléments de Tortues soient d'âge helvétien; c'est particulièrement possible pour les Trionychidae qui peuvent s'adapter au milieu marin côtier et leur présence à l'Helvétien des faluns est plausible.

Maine-et-Loire.

Matériel provenant des différentes localités des faluns, localisées Fig. 51.

– Chavaignes : 1 fragment de fémur, 1 de scapula.

– Dénezé, carrière de La Brosse, point 9.

MNHN : 75 fragments divers, la plupart de pleurales, dont 5 pleurales 1 et 2 pleurales 8, 4 neurales, 3 fragments de plastron, 1 de scapula.

Coll. Ph. Janvier : 7 fragments de carapace dorsale, 6 de plastron dont 1 d'hyoplastron et 2 de xiphiplastron; 1 fragment de dentaire droit; 3 fragments de fémur et humérus, 1 de scapula.

– Noyant-sous-le-Lude, point 7 : 6 fragments de carapace, dont 4 pleurales, 1 neurale; 1 fragment de xiphiplastron; 1 fragment d'humérus, 1 d'ilion, 1 de scapula.

– Pontigné, point 8 : une centaine de pièces, la plupart des fragments de pleurales, dont 1 pleurale 1 et 1 pleurale 7; 5 fragments de plastron; 2 fragments de fémur, 1 d'humérus, 1 de scapula.

Source : MNHN, Paris

*Remarque.* La morphologie du fragment de dentaire droit de Dénezé est identique à la partie correspondante de la mandibule de *T. rostratus* du Sarmatien d'Autriche ; la symphyse et la branche dentaire sont étroites et non dilatées ; la première partie était relativement longue et lisse ; la seconde comporte une concavité étroite limitée médialement par un léger bourrelet qui se prolonge dans la partie symphysaire. C'est également la morphologie de la mandibule de « *T. pliocenicus* » in Fucini (1912) et de *T. triunguis*.

L'un des fragments de xiphiplastrons provenant de la carrière de La Brosse à Dénezé a été trouvé dans le niveau burdigalien ; l'autre (remanié ou non), dans le niveau helvétien du falun. Le premier montre que l'os n'était pas encore jointif avec son symétrique, sauf à l'avant ; le second (fragment latéral antérieur) montre que l'os était large à l'avant et étréci à l'arrière, plus que celui de « *T. pliocenicus* ». La décoration des pièces est serrée, les cupules nombreuses, mais les bourrelets sont à sommet arrondi, contrairement à Artenay, épais dans l'ensemble.

On peut estimer que les fragments de mandibule et de xiphiplastron du niveau helvétien inférieur n'appartiennent pas à l'espèce *stiriacus* d'Artenay, mais à une espèce de la lignée *triunguis* comportant *T. rostratus* et *T. pliopedemontanus* ( = *T. « pliocenicus »*).

2. — *Sables de l'Orléanais.*

Les gisements localisés sur la Fig. 51 correspondent à deux niveaux successifs.

— Localité non précisée. MNHN, coll. Nouël, 1888-4 (Neuville-aux-Bois?) ; 6 fragments de pleurales, 1 de nuchale, 4 de fémur, 1 de scapula.

— Coll. de Vibraye, 1843-13 : 3 fragments de pleurales.

— Artenay (Loiret), point 12, Burdigalien « moyen ».

Matériel. MNHN, récoltes Ginsburg : voir p. 176.

*Trionyx stiriacus* Peters, 1855 s. l.

4 carapaces dorsales, dont ART 103, Pl. XIII fig. 3, ART 104, Pl. XIII fig. 1 ; 9 nuchales ; environ 160 pleurales plus ou moins complètes ; 1 neurale ; 2 hyohypoplastrons dont ART 283, Pl. XII fig. 2 ; 2 xiphiplastrons dont ART 278, Pl. XIII fig. 4 ; fragments divers non situés.

2 rentrums de vertèbres dorsales, 1 cervicale.

2 crânes, ART 100 et 101 (Pl. XIII fig. 2 ; Fig. 28-30 et 73.

1 mandibule, ART 102 (Fig. 31 et 32).

Fragments de ceinture pelvienne dont 2 pubis ; 7 fémurs ; 3 tibias ; fragments de ceintures pectorales ; 14 humérus ; 3 cubitus ; 1 radius.

*Remarque :* le matériel est étudié p. 176, à la suite du matériel de l'Eocène inférieur auquel il a été comparé ; l'espèce fait partie du même groupe que *T. michauxi* du Cuisien, toutes deux ayant un museau large dilaté et un bec étalé médianement.

— Baigneaux-en-Beauce (Eure-et-Loir), point 13. Burdigalien « supérieur ».

Matériel : MNHN, récoltes Ginsburg : 6 fragments de pleurales, 1 nuchale, 1 portion de carapace dorsale, 2 fragments d'hyoplastrons, 1 fragment insitué.

*Remarque :* la décoration des pièces est serrée, cupulée et notamment sur les restes de plastrons à bourrelets plus arrondis qu'à Artenay, mais moins que dans les Faluns.

— Suèvres (Loir-et-Cher), point 14. Burdigalien « supérieur ».

Matériel : MNHN, — coll. Brummel, « Aux Imberts » : 1 humérus de grand *Trionyx* ;

— Coll. M. Lockard, « Suèvres, à côté d'Aux Imberts » : 19 fragments de pleurales, 1 d'humérus, 4 de scapula, 7 de plastrons.

— Avaray (Loir-et-Cher), point 16. Burdigalien « supérieur », à la limite de l'Helvétien.

Matériel : MNHN, coll. de Cuvier (don Lockard et Chouteau) n° 8369 : 1 fragment de plastron = *Trionyx lockardi* Gray, 1831 : « *Trionyx* des couches sableuses des environs d'Avaray » *in* Cuvier, Ossemens fossiles, 1824, p. 227 (un fragment). Ce nom d'espèce ne peut être retenu.

Les pièces de Suèvres et d'Avaray ont une décoration correspondant à celle de Baigneaux.

3. — *Faluns puntiléviens.*

Deux localités d'âge helvétien inférieur, localisées sur la Fig. 51.

— Pontlevoy (Loir-et-Cher), point 17.

Matériel : MNHN, coll. Durand, 1893-9, coll. d'Orbigny, et sans précision de collection : 15 fragments de pleurales, dont 12 d'un même individu.

— MHNL : 1 fragment de plastron.

— Thenay (Loir-et-Cher), point 18.

Matériel : MNHN, — coll. Bourgeois, 1873-563 : 3 fragments de pleurales ;

— sans collection (coll. Nouël?) : 10 fragments de pleurales ;

Source : MNHN, Paris

— récoltes Ginsburg : 12 fragments de pleurales, 1 fragment de scapula, 1 fragment d'hyoplastron, 1 fragment de fémur.

*Remarque :* tous les éléments de carapace des gisements de l'Orléanais et des Faluns se ressemblent par la décoration assez serrée, à cupules nombreuses. Celle des faluns savignéens est la plus grossière (bourrelets arrondis), mais elle a pu être émoussée ; celle d'Artenay est nettement plus aiguë que les autres ; à Baigneaux les deux fragments de plastron sont plus cupulés mais on ne peut tirer de conclusion sur si peu de spécimens. Le seul indice de la présence de plusieurs espèces est la différence entre le reste de mandibule du falun helvétien de Dénezé et la mandibule d'Artenay ; si cette pièce provient du niveau burdigalien remanié à l'Helvétien, cela indique peut-être que la lignée *triunguis* a préexisté à *T. stiriacus*.

Region 5 : Aquitaine-Languedoc.

1. — *Burdigalien.*

*Gers.*

— La Romieu, point 61, Fig. 54.

Matériel : UL. Parmi les nombreux fragments signalés dans ce gisement par Bergounioux (1935), il reste notamment un fragment latéral d'hyoplastron.

*Gironde.*

— Léognan, point 57, Fig. 54.

Matériel : MHNB : *Trionyx aquitanicus* Delfortrie, 1870, *ex parte*. Une partie des pièces présentées sous ce nom au Musée de Bordeaux appartient à *Trionyx*, l'autre à « *Trachyaspis miocenicus* » Delfortrie, tortue marine *incertae familiae*. Il y avait également un Chelonidé dans le gisement.

— Pont-Pourquey, point 58 (Saucats), Fig. 54.

Matériel : UBT : 1 pleurale.

*Remarque :* on ne peut, sur si peu de matériel de ces deux gisements, retenir le nom de *T. aquitanicus*.

2. — *Helvétien inférieur.*

*Gers.*

— Castelnau d'Arbieu, point 64, Fig. 54.

Matériel : MHNT : 1 fragment de pleurale.

UL : fragments de plaques diverses.

*Lot-et-Garonne.*

— Sans précision de localité : MHNT, 1 fragment de carapace.

## D. — Pliocène.

Tous les spécimens se rattachent à la lignée de *T. triunguis*. Les mieux déterminés sont appelés *T. pliopedemontanus*.

Region 5 : Languedoc-Roussillon.

1. — *Sables de Montpellier (Hérault)*, Fig. 53, point 56.

*Trionyx pliopedemontanus* Sacco, 1889.

Synonymie : *T. pliocenicus* Lawley, 1876 = *nomen nudum* validé par Fucini en 1912 seulement.

*T. pompignanensis*, *blayaci* et *rotundiformis*, Bergounioux, 1933 a.

Matériel : — MNHN, coll. Gervais, 1868-237 : 4 fragments de carapace dorsale d'un individu ; un hyohypoplastron fragmentaire ; une neurale ; une vertèbre cervicale et un centrum de dorsale.

— UD, n° 8244 : une pleurale 1, 2 fragments de pleurales ; 1 hyoplastron partiel. 3 fragments postérieurs d'hypoplastrons. 164-8241 : 2 fragments d'humérus. 3 fragments de fémur.

— UL, n° 92864 : carapace dorsale incomplète : holotype de *T. rotundiformis* Bergounioux, 1933, Pl. II ; fragments divers de carapaces, vertèbres, ceintures (voir Bergounioux 1933 a).

— UM : 1 fragment de pleurale, holotype de *T. pompignanensis* Bergounioux, 1933, Pl. I, fig. 2. 2 fragments de pleurales gauches, 1 de pleurale 1 droite. Une portion antérieure de carapace dorsale, holotype de *T. blayaci* Bergounioux, 1933, Pl. I fig. 1. Un fragment antérieur de nuchale droite ; un fragment de pleurale 1 (584 BD) et un de pleurale (584 BD).

— UM, coll. Gervais, figurée en partie *in* Gervais, 1868-1869, Pl. XLIII (les spécimens étant disposés avec l'avant mis en arrière), déterminée comme *T. pliopedemontana* (sic) *in* Déperet, 1897 : n° 2883, portion postérieure droite de

Source : MNHN, Paris

carapace dorsale, fig. 1 ; n° 1961-1962, demi-carapace dorsale gauche (et non droite comme sur le dessin) figurée partiellement fig. 1 ; n° 2597, hyohypoplastron partiel, fig. 3, et xiphiplastron droit, fig. 2 (disposé avec le bord latéral placé en avant) et fig. 2 a ; n° 2592, hypoplastron figuré partiellement fig. 3. Fragments divers : 2 de pleurales, 1 d'hyoplastron.

*Remarque :* Les plus grands éléments proviennent de carapaces d'environ 350 mm de longueur ; certains ont une décoration émoussée (crête des bourrelets abrasée), comme par exemple l'holotype de *T. pompignanensis*, mais cela est dû à l'érosion.

Les hypoplastrons, incomplètement recouverts par la callosité, sont conformes à ceux de *Trionyx triunguis* avec une bordure continue d'apophyses médiopostérieures ; le xiphiplastron est large et a une encoche arrondie au bord médial entre les apophyses antérieures et postérieures, lesquelles sont brisées de sorte que les deux xiphiplastrons ne se joignaient pas au milieu de leurs bords médiaux ; la décoration de cette pièce est curieuse, étant faite principalement de bourrelets arrondis, bas, larges et serrés, allongés dans la partie centrale, avec quelques cupules très petites dans le pourtour. On reparlera de la décoration de la carapace dorsale dans la conclusion sur le matériel pliocène.

2. — *Roussillon.*

— Perpignan (Pyrénées-Orientales), Fig. 54, point 66, et Fig. 53.

*Trionyx* cf. *pliopedemoutanus* Sacco, 1889.

Matériel : — MNHN, coll. Depéret, 1881-1 : 11 fragments de pleurales, 1 hypoplastron, 1 fragment de fémur et 1 d'humérus (?).

— MHNL : 1 pleurale, *T. pliopedemontana* (sic) *in* Depéret, 1897, Pl. XVIII, Fig. 7.

— UL, coll. Donnezan, n° 92871 : 1 fragment de pleurale, 1 pleurale juvénile, 1 hypoplastron juvénile, provenant du Fort du Serrat d'En Vacquer et figurés comme *T. pliopedemontana in* Depéret, 1897, Pl. XVIII, Fig. 1-2-3 ; un fragment de pleurale juvénile non figuré.

*Remarque :* les éléments proviennent de petites carapaces, plusieurs sont même franchement juvéniles ; corrélativement, la décoration est plus fine que sur les pièces de Montpellier. L'hypoplastron a une bordure continue d'apophyses médiopostérieures, comme à Montpellier.

## DÉTERMINATION DU MATÉRIEL PLIOCÈNE ET MIOCÈNE SUPÉRIEUR D'EUROPE ET CONCLUSION.

Après une grande lacune entre l'Helvétien inférieur et le Pliocène, due soit au hasard des découvertes de gisements, soit plus probablement au déplacement des conditions de vie favorables à *Trionyx*, ce dernier réapparaît en France à Montpellier et Perpignan. Pendant ce temps, le genre a persisté tout au long du Miocène, Pontien compris, en Europe et particulièrement en Italie où de nombreux spécimens du Pliocène ont été trouvés également.

Les premiers auteurs ont rapproché le matériel pliocène de *T. triunguis* : *T.* aff. *aegyptiacus* (= *triunguis*) à Montpellier *in* M. de Serres, 1838, *T. aegyptiacus* à San Stefano Roero (Piémont) *in* Sismonda, 1839. Puis des noms nouveaux ont été créés et en premier lieu *T. pliocenicus* par Lawley, 1876, pour un spécimen de Mapesi en Toscane mais Lawley ne donna ni figure ni diagnose et c'est seulement en 1912 que Fucini décrivit le spécimen de *T. pliocenicus* ; ensuite fut créée *T. pliopedemontana* (sic) par Sacco, 1889, pour le spécimen précédent du Piémont. On trouvera dans Hummel (1929, 1932) la liste des noms et des auteurs. C'est toujours sur des variations individuelles que ces derniers se sont fondés pour établir les espèces. De même que pour les noms des espèces antérieures, j'ai déjà dit qu'aucun nom ne pourra être retenu tant que les crânes connus n'auront pas été redégagés et réexaminés. J'ai montré également que ce qui en apparaissait (*T. rostratus*, *T.* aff. *rostratus*, *T.* « *pliocenicus* ») était morphologiquement comparable à *T. triunguis* ; à mon avis, il sera difficile de préciser le nombre d'espèces qui se sont succédé dans le groupe, représentant la lignée *triunguis* proprement dite, avec un seul crâne par gisement dans les meilleurs cas. En attendant la révision de tout ce matériel et étant donné l'absence de crânes en France au Pliocène, il ne reste que l'examen de la décoration pour chercher à situer les spécimens de Montpellier et Perpignan ; d'après celle-ci, il apparaît que Depéret avait raison d'attribuer ces restes à *T. pliopedemontana* (sic).

La décoration des carapaces dorsales de Montpellier est faite d'un réseau de bourrelets à crête arrondie, se joignant pour isoler des cupules plus ou moins allongées et irrégulières ; dans la zone neurale ces cupules sont petites et alignées ; à la périphérie, par rapport à la zone neurale, les bourrelets sont étroits par rapport aux cupules ; ils ne sont pas fractionnés en vermiculations ou en grains ; le réseau est nettement moins serré que chez le *Trionyx* d'Artenay et *T. stiriacus* en général, où les cupules à parois aiguës sont assemblées en nid d'abeilles : ici elles sont alignées, de sorte que le dessin primitif d'ovales concentriques autour de l'axe neural est bien préservé.

Source : MNHN, Paris

J'ai examiné l'holotype de *T. pliopedemontanus*, conservé à l'Istituto di Geologia de Turin ; la décoration est identique compte tenu de la dimension du spécimen (370 mm de long). D'après la figure de Fucini (1912), elle est également conforme à celle de l'holotype de *T. pliocenicus* Lawley, 1876, lequel nom tombe en synonymie avec *pliopedemontanus*, puisque validé par une description postérieurement à la création de celui-ci.

Cette décoration diffère non seulement de celle du groupe *stiriacus* (à qui Teppner (1914) avait rapporté l'espèce *pliocenicus*), mais aussi, un peu, de celle des spécimens de dimensions concordantes (250-300 mm) de *T. triunguis* que j'ai pu observer. Chez ceux-ci les bourrelets sont également arrondis et étroits par rapport aux cupules, mais ils sont moins régulièrement allongés concentriquement, plus irréguliers dans leur largeur (constrictions) ; de plus, sur les neurales l'aspect radiaire primitif des bourrelets est présent, ceux-ci, vermiculés, n'étant pas réunis pour former des cupules.

La décoration de *T. triunguis* se retrouve à peu près chez *T. rostratus* (Tortonien ou Sarmatien d'Autriche), tandis que celle des spécimens pliocènes considérés ici se retrouve plutôt chez *T. vindobonensis* Peters, 1855 (Sarmatien d'Autriche).

En attendant une étude précise sur la variation de la décoration des espèces actuelles, je ne sais que penser de son importance taxonomique. Provisoirement je maintiens quand même l'espèce *pliopedemontanus* à laquelle je rapporte les spécimens de Montpellier et de Toscane (*pliocenicus*). Il est possible que ceux de Perpignan appartiennent à la même espèce, mais on ne peut même pas se fonder sur la décoration de la carapace dorsale trop incomplète ; le nom de *Trionyx* cf. *pliopedemontanus* exprime cette incertitude.

## III. — CONCLUSION SUR LES TRIONYCHIDAE DE FRANCE

Depuis le Thanétien, date d'apparition des Trionychidae de France, jusqu'au Cuisien, deux genres ont coexisté : « *Palaeotrionyx* » et *Trionyx* s. s. (*Trionyx* s. l. *partim*). On a vu que le premier est peut-être un genre compréhensif et qu'il était présent (ou du moins le groupe de genres auxquels se rapportent les espèces) également en Amérique du Nord. Le second a évolué indépendamment de la forme correspondante d'Amérique du Nord, *Platypeltis* (*Trionyx* s. l. *partim*) et a été appelé ici *Trionyx* s. s., avec comme espèce-type l'actuelle *triunguis*. Dans l'état actuel de nos connaissances, j'estime que *Trionyx* s. s. ne s'est bien individualisé qu'à partir de l'Eocène inférieur ; il s'est maintenu tout au long du Tertiaire et a trouvé son aboutissement dans l'espèce actuelle de *triunguis*, connue en Afrique et au Proche-Orient ; en Afrique, le genre n'est parvenu que tard dans le Tertiaire (Miocène supérieur de Biskat-el-Querun-See, Fayum), les Trionychidae étant supposés d'origine laurasiatique.

Étant donné la pauvreté des restes de crânes de *Trionyx*, on ne sait pas encore s'il y a eu en Europe plusieurs rameaux d'évolution dans le genre à partir du Sparnacien. Une lignée est issue d'une forme du Thanétien, telle que celle du Mont-de-Berru par exemple : on l'a suivie à travers les espèces *sylvestris*, *michauxi* et *stiriacus* ; la lignée *triunguis* proprement dite apparaît ensuite en Europe, représentée notamment par les espèces *rostratus* puis *pliopedemontanus* ; mais on ne sait si le rameau *triunguis* est directement issu du précédent ou s'il est issu d'un rameau débutant très tôt au Tertiaire : la connaissance de la face palatine du crâne, d'espèces à museau apparemment non dilaté telles que *messelianus*, *henrici* et *capellinii*, pourrait trancher la question.

Corrélativement, on a vu aussi que l'on ne sait pas encore faire la part des caractères dus à l'adaptation de certains individus à un régime broyeur (*T. triunguis* actuel) et des caractères de la lignée, indépendants du régime [1].

Quel que soit le nombre de rameaux ou lignées dans le genre *Trionyx* s. s., sa répartition en France peut être examinée. Elle est due en grande partie au hasard des découvertes de gisements.

1. Des caractères sexuels comme, par exemple, chez l'Émydidé actuel *Graptemys*, pourraient jouer également.

Source : MNHN, Paris

Pourtant on peut faire quelques remarques : malgré la présence de Crétacé supérieur continental dans le Sud de la France, comportant des Tortues d'eau douce (Pelomedusidae), ce n'est qu'au Paléocène que l'on trouve des Trionychidae. Or, ce n'est pas dans le Sud qu'ils apparaissent ; on est sûr de leur présence au Paléocène dans le Bassin Parisien, moins sûr en ce qui concerne l'Auvergne (Menat)[1], alors que dans le Midi on ne les connaît pas avant le Lutétien ; pourtant on a aussi des Tortues dulçaquicoles au Sparnacien de Provence, mais ce sont encore uniquement des Pelomedusidae. Il est donc possible que les Trionychidae, d'origine asiatique (région paléarctique), aient envahi la France à partir du Nord, ce qu'appuie leur présence au Paléocène plus ancien du Danemark, tandis que les Pelomedusidae, provenant probablement d'Afrique, s'établissaient dans le Midi, puis remontaient vers le Nord au Paléocène supérieur (la présence de *Neochelys*, Pélomédusidé, au Sparnacien très inférieur de Belgique, à Dormaal, montre que les Pelomedusidae étaient déjà arrivés dans le Bassin Parisien à cette époque). Dans cette hypothèse, les Trionychidae sont venus d'Asie soit directement, soit plutôt à partir de l'Amérique du Nord, mais de toute façon l'étude comparée de *Platypeltis* et de *Trionyx* s.s. montre qu'ils ont évolué indépendamment à partir d'une origine commune asiatique.

En reprenant la répartition de *Trionyx* s.s. en France, telle qu'on la connaît actuellement, suivant la stratigraphie, je constate sa présence :

— d'abord, dans le Bassin Parisien (Thanétien-Cuisien) et peut-être en Auvergne (Menat ?)[1] ; puis à Argenton (Lutétien inférieur) et presque en même temps dans le Languedoc : Issel, Minervois, Castrais (Lutétien-Bartonien) et, enfin, en Aquitaine (Bartonien) et Provence (Stampien ?). *Trionyx* persistera en Aquitaine-Languedoc jusqu'à l'Helvétien inférieur compris. Pendant ce temps on retrouve le genre une fois dans le Bassin Parisien à Montmartre (Ludien) et dans le Centre à Saint-Cérand-le-Puy (Aquitanien), enfin en Orléanais-Anjou (Burdigalien — Helvétien inférieur). A l'Helvétien, les Trionychidae disparaissent apparemment de France. Les conditions de vie ont dû beaucoup changer pour eux : on constate ainsi que même à Sansan, sur quatre espèces de Tortues il n'y a aucun *Trionyx* (ni Crocodile non plus d'ailleurs), malgré la présence de trois genres aquatiques dont deux fréquemment associés à *Trionyx* par ailleurs : *Ptychogaster* et *Chelydropsis*. À La-Grive-Saint-Alban (Helvétien-Tortonien), il n'y a pas non plus de *Trionyx* à ma connaissance ; il n'en est pas de même dans le reste de l'Europe (Italie, Autriche, Bohême) où *Trionyx* s.s. persiste, tandis qu'en France on ne trouve que des Testudininae (terrestres), *Ptychogaster* (Emydidé probablement plus terrestre qu'aquatique) et peut-être localement *Mauremys* (Emydidé aquatique).

Au Pliocène, seuls deux gisements français à Tortues me sont connus : Montpellier et Perpignan : *Trionyx* s.s. revient alors puis disparaîtra définitivement pour se cantonner en Afrique et au Proche-Orient en Israël, qu'il atteint d'ailleurs par la mer.

D'après cette répartition, on peut d'abord conclure qu'il y a davantage de chances pour que *Trionyx* s.s. se soit réparti en France du Nord ou Nord-Est vers le Sud. On ne sait pas si le genre a persisté dans le Bassin Parisien entre le Cuisien et le Ludien : déjà, au Lutétien, les gisements continentaux de cette région comportent rarement des restes attribuables à des Trionychidae, mais souvent des restes de Pélomédusidés, Émydidés et Testudinidés.

On peut faire quelques remarques : on sait que *Trionyx* s'accommode actuellement de divers milieux aquatiques : rivières, torrents, étangs, lacs, mer à proximité des rivages ; or, certains gisements de France ne comportent pas *Trionyx* alors qu'on le trouve dans des régions voisines à la même époque. C'est le cas de Coderet (Stampien supérieur) et des Phosphorites du Quercy (Eocène supérieur-Oligocène) riches en Tortues terrestres et aquatiques mais dépourvus de Trionychidés. En revanche, on trouve souvent des restes de *Trionyx* dans les gisements comportant une faune marine ou de rivage : Cernay, gisements de la Gironde du Stampien au Burdigalien, Faluns de l'Ouest, Montpellier et Perpignan, et dans ceux qui correspondent à une zone de grands fleuves : Saint-Cérand, Orléanais-Anjou, par exemple ; peut-être qu'à l'inverse de *Ptychogaster*, de *Mauremys* et de *Chelydropsis*, *Trionyx* ne se contentait pas d'étendues d'eau trop restreintes ou trop calmes (étangs, par exemple) et préférait les grandes eaux courantes ? En ce qui concerne son absence après l'Helvétien inférieur, on peut penser qu'elle est due à un changement de climat, lequel serait devenu peut-être moins chaud

1. Voir p. 147.

Source : MNHN, Paris

mais surtout très sec : sa réapparition au Pliocène, et seulement dans le Sud près de la mer, peut s'expliquer par un retour des conditions favorables dans le seul Midi, lui permettant de revenir en France en suivant les rivages marins, à partir d'un autre pays, tel l'Italie, où il persistait ; puis sa disparition définitive au Quaternaire s'expliquerait par le refroidissement de l'Europe.

CHAPITRE 2

## Famille CARETTOCHELYIDAE Boulenger, 1887.

DIAGNOSE : voir p. 232 et voir Romer, 1956.

INTRODUCTION :

Les genres fossiles de Carettochelyidae sont encore relativement mal définis. Dans ce mémoire, deux genres sont reconnus :

1) *Allaeochelys* Noulet, 1867, connu en Europe du Sparnacien au Bartonien s. s. compris ; peut-être présent à l'Eocène d'Amérique du Nord et d'Asie. Il est probable, mais non prouvé, que ce genre est synonyme d'*Apholidemys* Pomel, 1847 a (*A. granosa* et *A. sublaevis*), de même que *Pseudotrionyx* Dollo, 1886 (*P. delheidi*).

2) *Anosteira* Leidy, 1871, connu à l'Eocène d'Amérique du Nord et d'Asie, sa présence en Europe n'étant pas prouvée.

Le seul genre actuel de la famille est *Carettochelys* Ramsay, 1886, de Nouvelle-Guinée, avec la seule espèce *C. insculpta*. Il y est connu depuis le Miocène supérieur de Papouasie, d'après Glaessner, 1941 *in* Kuhn, 1964.

Dans ce mémoire, le genre *Allaeochelys* est étudié et d'abord redéfini d'après l'espèce-type *A. parayrei*, du Bartonien du Castrais ; les spécimens de l'Yprésien du Bassin Parisien sont ensuite examinés et tout le matériel fossile français est comparé aux Carettochelyidae fossiles connus hors de France et à *Carettochelys*.

Les caractères de distinction des trois genres de la famille sont alors étudiés et la diagnose de cette dernière, donnée par Romer (1956), est complétée d'après la carapace ; les subdivisions de la famille sont envisagées et l'étude se termine par la répartition géographique et stratigraphique des Carettochelyidae.

### I. — CARETTOCHELYIDAE FOSSILES DE FRANCE

*ALLAEOCHELYS* Noulet, 1867.

— ? *Apholidemys* Pomel, 1847 a (non Matheron, 1869) : *A. granosa* et *A. sublaevis*.
— *Anosteira* Leidy, 1871 a, *ex parte in* : Lydekker, 1889 (*A. anglica*) ; ? Cope, 1872 (? *A. radulina*) ; Harrassowitz, 1922 (*A. gracilis* et *crassesculpta*) ; ? Young et Chow, 1962 (? *A. linguanica*).
— ? *Pseudotrionyx* Dollo, 1886 : *P. delheidi*.
— *Castresia* De Stefano, 1902 b : *C. munieri*.

Source : MNHN, Paris

## A. – ÉTUDE DE L'ESPÈCE-TYPE

*ALLAEOCHELYS PARAYREI* Noulet, 1867.

*Synonymie : Castresia munieri* De Stefano, 1902 b.
*Allaeochelys nouleti* Bergounioux, 1931 a.

*Horizon stratigraphique et localité :*

– Série-type : grès à *Palaeotherium medium* et *Lophiodon lautricense* du Bassin de l'Agout (Tarn), Bartonien s. s. supérieur.

– Localité-type : La Vivarié, un peu en-dessous du hameau de Lafosse, à 1 500 m au NE de Castres, altitude 198 m.

– Autres localités des environs de Castres : Lautrec, La Massale, La Badaïré, Saïx, l'Issartade, Mazou, Bessoux, Sicardens.

Région 5 (Aquitaine) ; Fig. 54, points 10 à 14.

DIAGNOSE PROVISOIRE :

Carapace apparemment dépourvue de sillons d'écailles ; longueur de la carapace dorsale pouvant atteindre 240 mm pour environ 180 mm de longueur de plastron. Plastron à éléments relativement larges ; lobe antérieur court et large, la largeur de l'épiplastron atteignant 42% de sa longueur, l'entoplastron étant moins d'une fois et demie plus long que large et en contact avec l'épiplastron sur une largeur nettement inférieure aux 2/3 (environ 41%) de la longueur symphysaire de ce dernier ; hyoplastron plus court au bord médial qu'au fond de l'encoche axillaire, plus long dans les parties intermédiaires en contact avec l'épiplastron et au bord latéral du processus axillaire ; xiphiplastron dont la largeur antérieure, qui varie avec la croissance, représente entre la moitié et les 2/3 de sa longueur médiale, sur les échantillons considérés ; lobe postérieur modérément large, plutôt long, plus long que le lobe antérieur et surtout que la région moyenne hyohypoplastrale mais pas deux fois plus long que le pont. Jonction carapace dorsale-plastron se faisant entre le milieu de la périphérique 4 et le tiers antérieur de la périphérique 7 ; pont assez long ; projection médiane de la distance entre les fonds des encoches axillaires et inguinales égale à environ 25% de la longueur totale du plastron.

Remarque : Il est possible que le nombre de divisions périphériques des bourrelets radiaires de certains éléments du plastron et, notamment, de l'épiplastron, soit caractéristique de l'espèce ; mais comme un seul spécimen d'épiplastron est conservé et que l'on ne connaît pas la variation avec la croissance, il est difficile d'en faire état ; d'après le spécimen conservé, le nombre de divisions (30 bourrelets environ au bord latéral) est d'environ 60% moins élevé que sur les spécimens de l'Yprésien de la Marne. La plupart des caractères de cette diagnose relèvent probablement de la définition du genre, que l'on ne peut encore séparer de l'espèce.

Un lectotype et des paralectotypes ont été désignés ici, d'après la collection originale de Noulet.

*Matériel :*

Matériel observé :

– Lectotype : carapace dorsale avec plastron partiel, MHNT, roll. Noulet, 1860 (Noulet, 1867, p. 173-175 ; figuré *in* Bergounioux, 1931 a, Pl. XII et XIII et Fig. 3, 4, 6 (1).

– Paralectotypes : MHNT, roll. Noulet, 1860 : un spécimen de carapace dorsale décrit *in* Noulet, 1867, p. 175, figuré *in* Bergounioux, 1931 a, Fig. 6 (2) ; un moulage de carapace dorsale figuré *in* Bergounioux, 1931 a, Fig. 2 et Fig. 6 (4), don de M. Golse, provenant de Saïx près La Massale ; Hypodigmes : un moulage de carapace provenant de « près de Castres » et divers fragments de carapace provenant des environs de Castres.

Source : MNHN, Paris

— Autres spécimens : — MHNT : un moulage de carapace dorsale avec plastron complet, Fig. 33 et Pl. XVI, Fig. 2-3, figuré *in* Bergounioux, 1935, Pl. II, Fig. 1 et Fig. 8, provenant de Lautrec ; une carapace dorsale partielle, Pl. XVI, Fig. 1 et figurée *in* Bergounioux, 1931a, Fig. 6 (3), provenant de La Massale.

— MNHN : coll. Noulet, catalogue Paléontologie, 1868-217 don de M. Jean, Juge de Paix à Lautrec : quatre fragments de plastron et un fragment de pleurale, provenant de la tranchée de Montespieu, commune de Lautrec, altitude 219 m.

Matériel non observé :

— « Holotype » de *Castresia munieri* De Stefano, 1902b, Pl. XVI, provenant de La Massale, autrefois conservé au laboratoire de géologie de la Sorbonne et considéré comme perdu ; « holotype » d'*Allaeochelys nouleti* Bergounioux, 1931a, Pl. XIV, provenant de La Badaïré, non retrouvé dans la collection MHNT.

DESCRIPTION :

1. — *Caractères généraux*. Étant donné la faible quantité de carapaces complètes d'*Allaeochelys*, il est encore difficile de faire la part des caractères du genre et de ceux de l'espèce. Comme tous les spécimens d'*Allaeochelys* observés en France et ceux que je rapporte à ce genre en Europe, *A. parayrei* comporte six à sept neurales jointives ; la première est grossièrement quadrangulaire et éventuellement dédoublée en préneurale et neurale 1 ; les suivantes sont hexagonales à petits côtés latéroantérieurs, plus longues que larges et relativement étroites ; la dernière est pentagonale, séparée de la suprapygale par les dernières pleurales jointives.

La carène dorsale saggitale s'étend depuis la pygale jusque sur une neurale plus ou moins antérieure et se prolonge en avant, éventuellement, par deux très fines lignes ou crêtes parasagittales, de part et d'autre de la ligne médiane. Éventuellement, deux bourrelets pleuraux longitudinaux peu marqués sont présents, l'un à droite, l'autre à gauche de la région neurale un peu déprimée. Le plastron est relativement massif ; c'est au bord médial que l'hyoplastron est le plus court, et dans sa partie intermédiaire en contact avec le coin latéral postérieur de l'épiplastron qu'il est le plus long. On reviendra sur ces caractères, que l'on peut considérer comme particuliers au genre, à la fin de cette étude.

Le lectotype est le plus beau des spécimens décrits par Noulet en 1867 ; il est constitué d'une carapace dorsale dont la bordure périphérique n'est qu'en partie conservée : nuchale, périphériques 1 et 2, une partie antérieure de la périphérique 10 droite et de la pygale ; les pleurales gauches ne sont conservées qu'en partie, médialement, de même que la suprapygale à droite seulement, mais l'empreinte de ces plaques est conservée. Son plastron est incomplet : il manque le lobe antérieur et une partie des processus axillaires et inguinaux et leur empreinte n'est qu'en partie conservée.

2. — *Mesures :*

Mesures, en mm, de l'hololectotype.

Carapace dorsale :

| | | |
|---|---|---|
| longueur médiane, conservée | | : 203 |
| | estimée | : 220 environ |
| | jusqu'à la pygale | : 195 |
| largeur maximum, conservée | | : 150 |
| | estimée | : 160 environ |

Plastron (la présence de cassures ne permettant pas d'être précis) :

longueur maximum conservée (depuis l'extrémité latérale postérieure de l'épiplastron jusqu'à la pointe postérieure du xiphiplastron, en projection médiane) : 123

largeur du lobe antérieur : 80 à 90

longueur du lobe antérieur estimée : 55 à 60

largeur du lobe postérieur au fond des encoches inguinales : 63 à 64

longueur du lobe postérieur jusqu'à la pointe des xiphiplastrons : 64 environ

Mesures d'autres spécimens :

1°) le plus grand spécimen était celui de « *Castresia munieri* » qui atteignait 240 mm de longueur médiane de carapace dorsale ;

2°) le plus petit, figuré ici Fig. 33 et Pl. XVI fig. 2-3, avait environ 145 mm de longueur médiane sur 105 mm de largeur, d'après le moule interne de la carapace dorsale (Fig. 2).

Source : MNHN, Paris

Mesures du plastron (Fig. 3) :

longueur médiane : 108 ;
longueur du lobe antérieur : 34 ;
largeur du lobe antérieur, estimée : 50 ;
longueur du pont, par projection médiane, entre les bords des encoches axillaire et inguinale : 26 ;
longueur du lobe postérieur : 45 ;
longueur de l'épiplastron entre le coin antérieur médial et le coin postérieur médial : 32 ;
longueur du contact épiplastron-entoplastron : 17,5 ;
longueur et largeur de l'entoplastron : 17,5 et 15 ;

hyoplastron (voir Fig. 35) :

(1) longueur au bord médial : 9 ;
(2) longueur à la protubérance médiale : 16 ;
(3) longueur à la protubérance latérale : 18 ;
(4) longueur à l'encoche axillaire : 12,5 ;
(5) longueur au bord latéral : 14 à 16.

longueur de l'hypoplastron au bord médial : 31 ;
longueurs des xiphiplastrons gauche et droit au bord médial : 34,5 et 32,5 ;
longueur du contact hypoxiphiplastron : 16 ;
largeur du lobe postérieur à sa base : environ 36.

3. — *Morphologie.*

*Contour* des carapaces dorsales conservées ou précédemment figurées (sept spécimens) : contour externe ovale, mais contour du disque pleural cordiforme. La carapace dorsale est légèrement bombée, éventuellement un peu déprimée sagittalement (spécimen de la Pl. XVI fig. 1) ; elle peut être aplatie par artefact (*A. « nouleti »*) et paraît alors plus large qu'elle ne l'était *in vivo*. Le plastron est plat, à peine relevé latéralement aux processus axillaires et inguinaux.

*Décoration.* Aucun des quatre spécimens ayant encore les plaques osseuses ne comporte de trace de sillon d'écailles.

L'ornementation de la carapace dorsale est constituée d'une alternance de sillons faibles et de bourrelets sinueux plus ou moins dichotomisés et confluents, disposés sur la nuchale, les pleurales et la suprapygale en ellipses autour du grand axe sagittal neural. Les périphériques conservées sont ornées de bourrelets fractionnés en granulations plus ou moins confluentes. Les périphériques du plus petit spécimen n'étant pas conservées, on ne peut savoir si elles comportaient des grains ordonnés radiairement comme les petits spécimens des gisements du Bassin Parisien (Pl. XV fig. 22 et XIV, fig. 23). Les plastrons sont également ornés de bourrelets, plus ou moins confluents suivant la dimension des spécimens et suivant les plaques, ordonnés radiairement à partir d'un centre par plaque (Pl. XVI fig. 3) ; les confluences isolent éventuellement de légères cupules ou sillons vermiculaires ; chez le plus petit spécimen, les bourrelets sont peu fractionnés et confluents, de sorte que l'aspect radiaire est très net ; chez l'hololectotype (Bergounioux, 1931 a, Pl. 13) les bourrelets sont plus granuleux et l'aspect radiaire moins net, surtout sur le lobe postérieur.

Les épiplastrons du petit spécimen comportent des bourrelets plus gros et moins nombreux que ceux des épiplastrons des gisements yprésiens de la Marne (voir Pl. XIV fig. 1 et 2) et il se pourrait que la décoration ait une valeur en taxonomie.

*Carène sagittale :* sur le lectotype, elle s'étend depuis la dernière neurale, à la jonction des pleurales 6, jusqu'à la pygale comprise ; sur d'autres spécimens, comme celui de la Pl. XVI fig. 1, elle commence sur la neurale 3 par deux fines crêtes longitudinales situées l'une à droite, l'autre à gauche de la ligne médiane, et devient carène sagittale à partir de la neurale 5.

*Plaques :* la nuchale est plus large que longue, bombée et légèrement échancrée antérieurement comme chez tous les Carettochelyidae. D'après les moules internes, les processus de réception de la huitième vertèbre cervicale, particuliers à la famille, sont présents sur la face ventrale (Pl. XVI fig. 2 et Bergounioux, 1931 fig. 2) comme sur les spécimens du Bassin Parisien (Pl. XIV fig. 11, pr.vert.).

Les neurales sont au nombre de sept, sauf sur le lectotype où il y en a six.

Sur le spécimen de « *Castresia munieri* » et, semble-t-il, celui d'*Allaeochelys « nouleti »*, il y a

Source : MNHN, Paris

une préneurale, comme chez certains individus du genre actuel *Carettochelys* et comme chez certains Trionychidae.

Pleurales. La première est nettement plus longue que les autres latéralement. Les neurales 2 à 5 sont à peu près aussi longues les unes que les autres, puis les suivantes s'étrécissent, mais leurs proportions relatives varient individuellement.

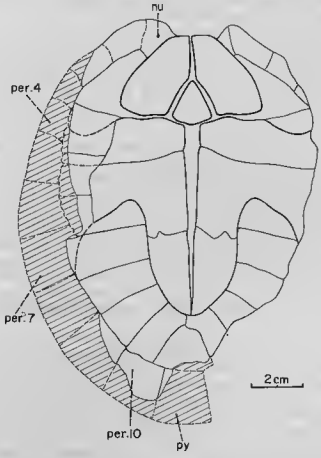



FIG. 33. — *Allaeochelys parayrei* Noulet; Lautrec, Bartonien s. s. supérieur; MHNT, coll. Noulet, syntype.
Plastron, face ventrale, avec reconstitution du pont et de la face ventrale de la carapace dorsale (d'après sa face dorsale, voir pl. XVI, fig. 2-3).
*nu*, nuchale; *per. 4*, *per. 7*, *per. 10*, périphériques 4, 7, 10; *py*, pygale.

Les extrémités médiales des côtes sont, d'après le moule interne (cf. Bergounioux, 1931 a, Fig. 2), épaisses, peu dégagées des plaques, et leur partie libre est longue (d'avant en arrière) du côté médial des plaques; la première pleurale porte les deux premières côtes, la première sortant médialement de la plaque sous forme d'une crête épaisse en arc de cercle. Comme sur les individus les plus massifs de Trionychidae, la partie latérale des côtes forme une courte saillie au bord latéral des pleurales (Pl. XVI fig. 1, pleurales 7 et 8 gauches notamment); l'extrémité de cette saillie se logeait dans un loramen de la périphérique correspondante.

Périphériques et pygales. Leur absence accidentelle est due au fait que leur cohésion avec les pleurales est moins forte que chez d'autres familles de Tortues. On reparlera des périphériques et de la pygale d'*Allaeochelys* à propos des spécimens de la Marne. Il est certain qu'il y avait dix paires de périphériques comme chez tous les Carettochelyidae (voir Fig. 33); d'après le lectotype, la pygale était plus étroite à son bord antérieur que le bord postérieur de la suprapygale.

Source : MNHN, Paris

*Plastron :* dans l'ensemble, il est peu différent de celui de l'actuelle *Carettochelys insculpta* : un peu plus court et gracile dans la région des échancrures des membres et un peu plus étroit et plus long au lobe postérieur.

— Lobe antérieur. On sait qu'il est légèrement mobile chez *Carettochelys* où il se plie dorsalement suivant la charnière formée par la limite postérieure des épiplastrons et de l'entoplastron vis-à-vis de la limite, antérieure, des hyoplastrons. Il en était probablement de même chez les fossiles de la famille ; le lobe antérieur fait souvent défaut de ce fait.

Ce lobe est large et court. Sur le spécimen conservé, la projection transversale de la largeur de l'épiplastron équivaut à 82% de la projection médiane de sa longueur ; il devait en être de même (à 2% près) chez le lectotype où seul subsiste une vague empreinte du lobe. L'entoplastron triangulaire, plus long que large, est cependant relativement large et court par rapport à *Anosteira* : la longueur de son bord latéral est un peu supérieure à la moitié de la longueur de l'épiplastron entre son coin médial antérieur et son coin médial postérieur ; autrement dit, la première longueur est ainsi nettement inférieure aux 2/3 de la seconde.

— Région du pont. La zone de fixation du plastron à la carapace dorsale (le pont) a été reconstituée sur la Fig. 33 en superposant les Figures 2 et 3, Pl. XVI, du petit spécimen, mieux conservé que le lectotype : les processus inguinaux et axillaires ont été reconstitués grâce à leur empreinte gauche et accordés à la carapace dorsale ; les éléments conservés correspondants du lectotype et ceux, isolés, de la coll. Noulet (MNHN) sont en accord avec cette reconstitution ; les processus sont bordés latéralement par des indentations courtes et larges, striées, qui se logeaient dans les fossettes des périphériques du pont comme chez les Chelydridae ; les périphériques du pont ne sont pas conservées mais on voit que ce sont celles qui se liaient aux pleurales 2 à 5, depuis la mi-longueur du bord latéral de la pleurale 2 jusqu'au tiers antérieur de la pleurale 5 : ce sont par conséquent les périphériques 4 à 7 ; d'après la longueur et la sinuosité du bord latéral des processus (Pl. XVI fig. 3), le plastron s'unissait à la carapace dorsale depuis la mi-longueur du bord ventral médial de la quatrième jusqu'au tiers antérieur de celui de la septième.

— Hyoplastron (trois spécimens incomplets). Le bord postérieur est à peu près rectiligne. Le bord antérieur est sinueux comme chez les Trionychidae, il est échancré à l'encoche axillaire ainsi que vis-à-vis des bords postérieurs de l'épiplastron et de l'entoplastron. On constate qu'il est, ici, plus long au fond de l'encoche axillaire qu'au bord médial, et que c'est vis-à-vis du coin postérieur latéral de l'épiplastron qu'il est le plus long. Il en est partiellement de même sur les spécimens, grands ou petits, des gisements yprésiens (chez les très petits spécimens, ce peut être vis-à-vis de l'encoche épiplastrale médiale qu'il est le plus long, mais le bord médial reste plus court qu'au fond de l'encoche axillaire) et, également, sur ceux du Lutétien de Messel en Allemagne, ainsi que chez *Carettochelys insculpta* (quoique chez cette espèce, la partie la plus longue puisse être le processus latéral). Par contre, chez les spécimens grands ou petits provenant d'Amérique du Nord et d'Asie et chez « *Pseudotrionyx* » *delheidi* du Lutétien de Belgique, l'hyoplastron a un bord médial plus long que le pont au fond de l'encoche axillaire ; cette plaque est encore plus longue vis-à-vis du bord postérieur médial de l'épiplastron, comme chez les très petits spécimens yprésiens.

Que l'hyoplastron soit ou non plus court au bord médial ne dépend donc pas de la dimension de l'animal, même s'il y a des variations individuelles au cours de la croissance, en ce qui concerne les autres points de l'hyoplastron.

— Hypoplastron. Lectotype ; spécimen de la Pl. XVI avec les processus partiellement brisés latéralement ; deux hypoplastrons partiels, l'un avec le corps médial seulement, l'autre duquel il manque la partie médiane postérieure au fond de l'encoche inguinale.

D'après ce matériel, la largeur postérieure au contact avec le xiphiplastron représente à peu près les 2/3 de la longueur au bord médial, avec quelques mm de variation dus en partie à l'assymétrie entre les côtés droits et gauches.

La face dorsale du corps médial porte un épaississement transversal, à la hauteur du fond de l'encoche inguinale et de la racine du processus inguinal ; cet épaississement atteint son maximum au bord médial.

La suture postérieure avec le xiphiplastron peut être ventralement rectiligne ou à peine courbe

Source : MNHN, Paris

(lectotype), un peu anguleuse (spécimen de Paris) ou nettement anguleuse avec des indentations (spécimen figuré) : cette variation individuelle ne doit plus être prise pour une différence spécifique ou générique (Lydekker, 1889, p. 143).

La suture entre les deux hypoplastrons et celle de ceux-ci avec les xiphiplastrons sont renforcées par l'imbrication d'indentations épaisses et striées et de fossettes; on les voit bien sur la tranche des plaques isolées (spécimens du Muséum à Paris); entre hypo- et xiphiplastron, le trajet de la suture varie suivant l'importance et l'emplacement des indentations mais ces indentations sont plus évidentes dorsalement et le trajet de la suture y est plus anguleux que ventralement : une forte dent de scie hypoplastrale dorsale se loge, latéralement, entre deux dents de scie xiphiplastrales.

— Xiphiplastron. Nettement plus long que large et à peu près aussi long que l'hypoplastron; sa largeur antérieure représente 44 et 53% (deux côtés d'un spécimen) et 57 et 63% (deux côtés d'un autre spécimen) de sa longueur au bord médial. Il porte lui aussi sur sa tranche une indentation se logeant dans une fossette de son symétrique.

— Le lobe postérieur est nettement plus long que le lobe antérieur et surtout que la région moyenne du pont, mais pas deux fois plus long qu'elle.

4. — *Conclusion :* Contrairement à Bergounioux, j'estime qu'il n'y a qu'une seule espèce dans le Castrais; mais le matériel ne comporte pas suffisamment de plastrons complets pour qu'une bonne définition puisse en être donnée; il faudrait pouvoir disposer de rapports de mesures précis. L'examen du matériel yprésien des gisements du Bassin Parisien qui suit, m'amène à penser qu'il n'y a en France qu'un seul genre de Carettochelyidae, *Allaeochelys*, avec un nombre indéfini d'espèces. À la suite de cet examen, je comparerai *A. parayrei* à ce matériel yprésien et au matériel fossile connu hors de France.

## B. – MATÉRIEL DES GISEMENTS YPRÉSIENS DU BASSIN PARISIEN

### *ALLAEOCHELYS* sp.

*Horizons stratigraphiques et localités.* Bassin Parisien oriental, région 1, Fig. 49. Localités représentées par des points notés sur la Fig. 50 :

— Niveau sparnacien : département de la Marne; Mutigny, point 20, Avenay, point 12; Ay, point 10; département de l'Aisne : Condé-en-Brie, point 17.

Le matériel provient des fouilles de MM. Russell, Louis et Poirier, et de la collection Lemoine (Ay).

— Niveau cuisien : département de la Marne; Sables à Unios et Térédines, Grauves, point 24; Mancy, point 26; matériel récolté par MM. Russell, Louis et Michaux; Cuis, point 25, coll. Lemoine. Département de l'Oise : Cuise-Lamothe, point 23.

— Niveaux et localités imprécis : Yprésien, « Agéen Lemoine »; coll. Lemoine; Sables à Unios, coll. Molez, 1937-499.

Matériel de collections MNHN mélangées, avec plusieurs étiquettes de localités : Cuise-Lamothe (Oise, point 23); Cuis (Marne, Sables à Unios, point 25), « la Soucarède, Eocène à *Palaeotherium* ».

*Matériel :*

Collection MNHN, récolte Russell et Louis et coll. Lemoine; coll. Poirier et récolte Michaux, coll. UM2. Plusieurs centaines de pièces, généralement fragmentaires, provenant d'individus de 4 ou 5 cm de longueur de carapace aussi bien que de grands individus de 40 à 45 cm, et ceci dans les divers niveaux et localités. L'absence d'individus complets ou même d'éléments entiers s'explique en partie par l'une des méthodes de fouilles (lavage de sédiment). Il apparaît qu'*Allaeochelys* était abondant dans ces gisements. Tous les éléments de la carapace et du plastron sont représentés, en fragments tout au moins. Le crâne n'est pas connu; une mandibule fait partie de la coll. Lemoine (probablement de la région d'Ay, Sparnacien); quatre humérus ont été trouvés à Mutigny (Sparnacien).

Collection IRScNB : fragments de carapaces provenant de Cuise-Lamothe.

Collections privées, dont celle de Prothchet : fragments de périphériques de Cuise-Lamothe.

Source : MNHN, Paris

DESCRIPTION :

1. — *Éléments de carapace dorsale.*

a) *Nuchale.* Voir Pl. XIV, Fig. 10 et 11 : quatorze, plus ou moins complètes. Toutes sont construites suivant le modèle d'*Allaeochelys parayrei*, conforme à celui de l'actuel *Carettochelys* : nuchale plus large que longue, bombée dorsalement ; une faible encoche, large, au bord antérieur ; tranche des bords latéroantérieurs épaisse, concave avec une fossette pour la réception d'une apophyse de la périphérique 1 ; bords latéro-postérieurs arrondis vers l'arrière dans l'ensemble, recevant les longs bords antérieurs de la pleurale 1 ; bord postérieur étroit, saillant vers l'arrière et échancré, recevant le bord antérieur de la neurale 1.

La nuchale représentée à la dimension la plus courante : 40 mm de longueur médiane et 70 mm de largeur maximum ; la plus grande provient d'Ay (coll. Lemoine) ; elle est fragmentaire et d'un tiers plus grande que la précédente ; il y en a de plus petites, aussi bien à Ay que dans d'autres localités de tous les niveaux.

Décoration : bourrelets bas, confluant en isolant des cupules très peu profondes ; ils sont ordonnés à partir d'un centre situé à l'arrière de la plaque et divergent vers les côtés ; dans un même gisement les bourrelets et cupules varient en épaisseur, profondeur et sinuosité suivant les individus.

Face ventrale : concave avec un épaississement transversal allant d'un bord latéral antérieur à l'autre, un peu moins fort au milieu ; en arrière du bourrelet, deux facettes rugueuses arrondies présumées d'insertions ligamentaires de muscles (ins.musc), irriguées par des vaisseaux (for.vasc) ; ces facettes s'étendent jusque sur la base de deux protubérances postérieures ou processus vertébraux (pr.vert), sur lesquels reposent le dos des postzygapophyses de la 8e vertèbre cervicale ; ces processus sont caractéristiques des Carettochelyidae. Entre ces deux processus ou « crochets » et vers l'arrière, une gouttière allongée avec une carène médiane, interrompue ponctuellement, reçoit l'arc neural de la première vertèbre dorsale.

b) *Neurales.* Vingt-cinq seulement sont reconnaissables et plus ou moins complètes, ce qui est peu en regard du nombre des nuchales.

Elles sont conformes à celles d'*Allaeochelys parayrei*, hexagonales, étroites et à petits côtés latéro-antérieurs, la dernière étant pentagonale. Aucun individu n'étant complet, on ne connaît pas le nombre de neurales par individu. La Pl. XV fig. 20 représente une dernière neurale dont la face dorsale, presque plane, porte un sillon sagittal, ce qui indique que la carène lui était postérieure ; Fig. 17-18 et 23, deux neurales intermédiaires dans la série, également avec un sillon sagittal à partir duquel rayonne la décoration des pleurales.

Sur certaines pleurales, le sillon est accompagné de deux crêtes très fines comme chez *A. parayrei* ; certaines neurales sont tectiformes, montrant que la carène sagittale se prolonge jusqu'à elles.

c) *Pleurales.* Plusieurs centaines, toutes dissociées et généralement brisées, conformes dans leurs constructions à celles d'*Allaeochelys parayrei*. Certaines proviennent d'une paire de plaques jointives médialement, en arrière de la série neurale.

Décoration : variable, de presque lisse à ornée de bourrelets ou de cupules faibles ; plus ou moins marquée suivant les individus ; j'ai figuré quelques fragments à titre d'exemple : Pl. XIV fig. 17 et Pl. XVI fig. 4, plaques provenant de Mancy (Cuisien) avec des bourrelets relativement forts comme d'ailleurs sur celle de la Pl. XV fig. 25, provenant de Mutigny (Sparnacien) ; d'autres, Pl. XIV fig. 22 et Pl. XV fig. 21, sont plutôt ornées de cupules ; d'autres encore sont intermédiaires, Pl. XIV fig. 24 (Cuise) et Pl. XV fig. 24 (Agéen Lemoine) : la décoration varie d'un bord à l'autre de la plaque, quelle que soit la dimension de l'individu, la localité et le niveau. Sur les centaines de fragments conservés, aucune trace de sillon d'écailles.

Pleurale 1 : six fragments dont deux presque complets et une pleurale complète (Pl. XIV fig. 21) (Mutigny). Cette dernière est aplatie par la fossilisation, ce qui donne l'impression que son bord antérieur (et par conséquent la nuchale) était très large.

Sur la face ventrale, l'apophyse médiale libre de la côte 2, laquelle est englobée dans la plaque, reçoit à l'avant la première côte ; cette apophyse a une assise longue et arquée, elle est peu saillante

Source : MNHN, Paris

et son bord libre est relativement tranchant. Antérolatéralement, près du milieu du bord de la pleurale en contact avec la nuchale, se trouve une rugosité protubérante qui représente peut-être le lieu de réception du ligament de la scapula.

Pleurales 2 à 8 : comme dans la pleurale 1, les côtes sont presque complètement noyées dans la plaque dermique, si bien que la face ventrale des pleurales est lisse ou à peine bombée, contrairement à *Trionyx* ; l'extrémité médiale libre est longue, peu saillante mais à bord large et épais ; elle s'étend sur plus de la moitié de la longueur de la plaque. Dans l'ensemble, les pleurales sont bombées mais de façon variable ; celle de la Pl. XV fig. 24 (coll. Lemoine), grande, est nettement arquée ; elle ressemble beaucoup à celles de « *Pseudotrionyx* » *delheidi*.

d) *Périphériques*. Soixante-dix environ, plus ou moins complètes, et des fragments insignifiants.

Ornementation variée : chaque périphérique porte un centre de radiation dorsal, à peu près au milieu de la plaque (par exemple, Pl. XV fig. 12 et 15, périphériques 6) ou un peu décalé vers le bord latéral ou vers l'arrière (ex. : périphérique 1, Pl. XV fig. 1, Pl. XIV fig. 23 ; périphériques 2, Pl. XV fig. 3, 6).

La décoration varie avec la dimension des plaques : chez les petites plaques (Pl. XIV fig. 23, Pl. XV fig. 6, 7 et 22), elle est faite de granulations rondes ou allongées ordonnées radiairement, plus épaisses et arrondies dans le niveau cuisien que dans le niveau sparnacien.

Certaines très petites plaques antérieures, telle la périphérique 2, ont un rebord externe saillant dorsalement qui s'atténue avec la croissance : c'est le cas d'une plaque (de Mutigny) provenant d'une carapace juvénile de 40 ou 50 mm et dont la longueur et la largeur sont de 4 et 7 mm. En général, dans tous les gisements les granulations se multiplient, s'allongent et confluent partiellement avec la croissance, isolant des sillons sinueux ou des cupules faibles, polygonales ; la radiation se fait alors moins évidente (Pl. XV fig. 1, 3 et 15), de même que chez les Trionychidae. Les granulations et bourrelets des périphériques postérieures sont relativement beaucoup moins gros et saillants que ceux des antérieures ; les périphériques 9 et 10 sont presque lisses, comme les pygales (Pl. XIV fig. 20 et Pl. XV fig. 26) : ceci est important dans la mesure où, s'il fallait distinguer deux espèces dans ces gisements, ce ne serait pas dans le sens que suggérait Pomel en créant *Apholidemys granosa* (granuleuse) et *A. sublaevis* (presque lisse) à Cuise-Lamothe.

La périphérique 2 est particulièrement solide : une vingtaine en sont conservées, sans compter les fragments, avec toutes les tailles intermédiaires entre les plus petites (Pl. XV fig. 6) et les plus grandes (Pl. XV fig. 3) ; je pense donc que l'on ne peut retenir deux espèces, l'une petite à granulations, l'autre grande à bourrelets. Il est possible, comme je l'ai déjà dit pour *Allaeochelys parayrei* et pour les Trionychidae, que la décoration ait une valeur taxonomique, mais il faudra faire la part des caractères spécifiques et des caractères variant avec la croissance sur des individus complets. Le caractère plus granuleux et plus radiaire de la décoration des petits spécimens, caractère que l'on voit s'atténuer avec la croissance dans les gisements yprésiens, rappelle la différence entre le petit et les grands spécimens du Castrais ; c'est une raison supplémentaire pour penser qu'il n'y a qu'une espèce, *A. parayrei*, au Bartonien du Languedoc.

Contours des périphériques :

On peut appeler : *face antérieure* celle touchant la nuchale (périphérique 1) ou la plaque périphérique précédente (périphériques suivantes) ; *face postérieure*, celle, opposée, touchant la périphérique suivante ou la pygale (périphérique 10) ; *face médiale*, celle dirigée vers la partie centrale de la carapace, touchant les pleurales et éventuellement le plastron ; enfin *bord latéral*, le côté externe limitant les faces dorsale et ventrale de la plaque.

— Périphérique 1 (Pl. XV, fig. 1 et Pl. XIV, fig. 23. Fig. 34, 1re g.). La face antérieure porte une apophyse qui se loge dans la concavité du bord latéral antérieur de la nuchale. La face postérieure porte une apophyse se logeant dans un creux du bord antérieur de la périphérique 2, chez les petits spécimens (fig. 23) ; mais chez les spécimens plus grands, cette face est plane (ex. : AL 9238). La face médiale porte une rainure vers l'arrière, pour la réception de la pleurale 1. Cette plaque est épaisse comme la partie correspondante de la nuchale (profil, Fig. 34).

Source : MNHN, Paris

— Périphérique 2 (Pl. XV fig. 5, 6 ; profil Fig. 34, 2e g.). Face antérieure concave (jeune) ou plane : face médiale avec la prolongation de la rainure de la périphérique 1 (pour la pleurale 1), rainure qui s'agrandit en gouttière pour le bord de l'extrémité libre de la côte de la pleurale 1 ; à partir de cette plaque, les faces antérieures et postérieures sont à peu près planes mais non lisses : sur leur périphérie il y a une zone de stries assurant la suture des plaques et dans le centre une zone ponctuée correspondant à la couche osseuse lacunaire de la plaque (voir par ex. Pl. XV fig. 14).

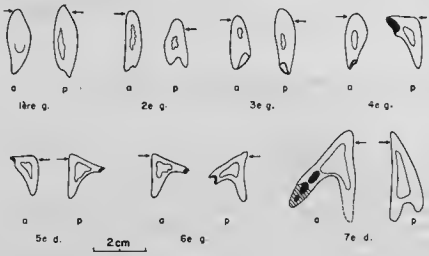



FIG. 34. — *Allaeochelys* sp.; Mutigny, Sparnacien.
Faces antérieures et postérieures des plaques périphériques 1 à 7, gauches ou droites, de divers individus, × 2/3 ; *1re g*, MNHN, MU 9320 ; *2e g*, *4e g*, coll. Poirier ; *3e g*, MU 9222 ; *5e d*, MU 9214 ; *6e g*, MU 9213 ; *7e d*, MU 9212.
a, face antérieure ; p, face postérieure.
d, droite ; g, gauche.
La jonction plastron — carapace dorsale (pont) s'étend de la moitié de la périphérique 4 à la moitié de la périphérique 7. Les flèches indiquent le bord externe dorsal des plaques.

— Périphérique 3 (Pl. XV fig. 7 et fig. 22 ; profil Fig. 34, 3e g.). La face ventrale est creusée d'un foramen pour le bord de l'extrémité libre de la côte de la pleurale 1, à l'angle de la face médiale et de la face antérieure ; la face médiale est biseautée ; le bord latéral s'épaissit vers l'arrière, amorçant la courbure qui se formera sur les plaques de la région du pont quand elles deviendront tectiformes.

— Périphérique 4 (Pl. XV, fig. 8, 9, 10, 11 ; profil Fig. 34, 4e g.). Première périphérique du pont, tectiforme dans sa partie postérieure, la face ventrale s'ouvrant et devenant concave avec :

— un bord médial supérieur (dorsal) en contact avec la pleurale 2, dont il reçoit l'extrémité costale dans un profond et grand orifice à l'avant ;

— un bord médial inférieur (ventral) élargi à l'arrière et portant deux à trois grosses fossettes pour les apophyses antérieures du processus hyoplastral (ind.hyo), dans son tiers ou sa moitié antérieure ; le bord élargi devient inférieurement la nouvelle face ventrale.

— Périphériques 5 et 6, complètement tectiformes (profil, Fig. 34, 5e d. et 6e g. ; Pl. XV fig. 12, 13, 14, périphérique 6).

Le bord médial supérieur porte un gros orifice en son milieu, pour la côte de la pleurale correspondante (pleurales 3 et 4) ; l'angle entre la face supérieure (dorsale) et la face inférieure (nouvelle face ventrale) est d'autant plus aigu que l'on progresse vers l'arrière, à partir de la périphérique 5 ; le bord médial inférieur porte les fossettes de réception des apophyses des processus hyohypoplastraux (périphérique 5), hypoplastraux (périphérique 6).

— Périphérique 7, la dernière du pont (profil, Fig. 34, 7e d.) ; le bord médial supérieur reçoit la côte de la pleurale 5 et le bord médial inférieur porte trois ou quatre fossettes, sur son tiers ou sa moitié antérieurs, pour les dernières apophyses hypoplastrales. L'angle entre les deux faces (dorsale et ven-

Source : MNHN, Paris

trale) devient très aigu à l'arrière ; à partir de cette plaque, les suivantes sont ainsi presque refermées, la face ventrale (devenue précédemment médiale) devient alors une gouttière étroite entre les deux bords médiaux. Chacune des périphériques suivantes reçoit une extrémité costale, dans un orifice de son bord médial supérieur (dorsal).

Quelle que soit la taille de l'individu, la morphologie est semblable.

e) *Suprapygale*. Une complète (Mancy, Pl. XIV, fig. 18), quatre fragments (Ay, Mutigny ; Pl. XV fig. 19, Avenay). Grossièrement triangulaire, à section tectiforme (carène sagittale) ; le bord postérieur est anguleux parce qu'il est en contact avec trois plaques : la pygale et les périphériques 10 latéralement. De la plus petite (largeur 20 mm) à la plus grande (largeur 50 mm, hauteur 46 mm) l'épaisseur s'accentue, principalement au niveau de la carène, l'angulation dorsale de la plaque s'aiguisant.

f) *Pygale*. Un fragment et deux complètes (Mancy, Pl. XIV, fig. 20 et Agéen Lemoine, Pl. XV fig. 26).

Celle de Mancy est grande : 52 mm de longueur sagittale sur environ 50 mm de largeur maximum postérieure ; l'autre est petite : 17 mm sur 16 mm en longueur et largeur.

La carène sagittale se prolonge presque jusqu'à l'extrémité postérieure ; de même que la suprapygale, la pygale devient plus épaisse et plus pentue avec la croissance.

La décoration est radiaire à partir du centre de la face dorsale ; chez la petite plaque conservée, elle est nette, mais très finement marquée, et se prolonge sur une partie de la face ventrale ; sur les grandes plaques la décoration est très atténuée.

Autre différence : le bord médial dorsal, en contact avec la suprapygale, est aussi étendu antérieurement que le bord médial ventral (Pl. XIV fig. 19) sur la grande plaque ; sur la petite, le bord ventral est moins avancé que le bord dorsal et la gouttière entre les deux bords est à peine indiquée.

D'après ces éléments de carapace dorsale, on peut dire que les individus de l'Yprésien, grands ou petits, avaient une morphologie comparable dans l'ensemble à celle d'*Allaeochelys parayrei* : partie centrale (neurales, pleurale et suprapygale) en forme de cœur, bordure périphérique étalée vers l'arrière, d'où un contour ovale de l'ensemble, avec une légère échancrure antérieure ; la carène sagittale se prolongeait plus ou moins antérieurement. Le nombre de neurales n'est pas connu, pas plus que l'éventualité de la présence d'une préneurale.

2. — *Plastron*.

De très nombreux fragments, ayant appartenu à des individus petits et grands, en sont conservés. De même que pour la carapace dorsale, la radiation des bourrelets est plus nette sur les petits spécimens que sur les grands où les anastomoses des bourrelets, isolant des cupules faibles, sont plus fréquents.

a) *Épiplastrons*. Trois fragments et un complet à Mutigny (Pl. XIV fig. 1) ; un fragment à Avenay ; un presque complet à Ay et quatre autres provenant probablement d'Ay également ; un complet à Grauves (Pl. XIV fig. 2) et un fragment postérieur à Mancy.

Contrairement à d'autres éléments du plastron, il se trouve que ces pièces sont souvent très fragmentées, de sorte que l'on n'a pas pour chaque niveau stratigraphique toutes les tailles intermédiaires entre les plus petits et les plus grands éléments ; si l'on se fondait uniquement sur l'épiplastron, on pourrait croire que deux espèces bien distinctes sont présentes.

Les rapports de mesure du tableau 12 font surtout apparaître la différence de largeur des échantillons par rapport à leur longueur, ce qui est d'ailleurs visible à l'œil nu. Il n'y a pas assez de spécimens pour distinguer la nature des variations. Pourtant il semble possible que l'espèce *A. parayrei* soit distincte de l'espèce ou des espèces yprésiennes : même petit, l'épiplastron d'*A. parayrei* a une longue symphyse par rapport à son entoplastron (2)/(3) et il est déjà large pour sa longueur (4)/(1).

Dès à présent on peut signaler que chez tous ces spécimens d'*Allaeochelys*, la longueur du contact épiplastron-entoplastron (3) est proche de (mais un peu inférieure à) la moitié de la longueur maximum de l'épiplastron (1), alors que chez les spécimens que je place dans le genre *Anosteira* (Amérique du Nord, Asie), la première mesure est supérieure ou égale aux 2/3 de la seconde ; chez *Carettochelys* la première est inférieure à la moitié de la seconde, dans une proportion voisine de celle d'*Allaeochelys*.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 12. – (Mesures en mm). Epiplastrons d'*Allaeochelys* sp., Bassin Parisien : mesures de deux petits spécimens et d'un grand, comparées au paralectotype figuré d'*Allaeochelys parayrei*.

| | A. parayrei paralecto-type figuré | GR 9299 Grauves | AL 9217 Ay | MU 9321 Mutigny |
|---|---|---|---|---|
| 1. Longueur maximum entre le coin antéromédial et le coin postéro-latéral | 39 | 52 | 52 minimum | 107 |
| 2. Longueur du bord médial antérieur (symphyae épiplastrale) | 17 | 23 | ? | 44,5 |
| 3. Longueur du bord médial postérieur (contact avec entoplastron) | 16 | 26 | 25 | 44,5 |
| 4. Largeur à mi-longueur du bord latéral, perpendiculairement à la tangente | 17 | 22 | 24 | 54 |
| 5. Epaisseur maximum | ? | 4 | ? | 7,2 |
| 6. Epaisseur minimum | ? | 2 | ? | 3,8 |
| 4/1. Rapport largeur sur longueur maximum | 42% | 37% | env.42% | 50,5% |
| 2/1. Rapport longueur symphyse sur longueur maximum | 42% | 40% | | 41,5% |
| 4/3. Rapport largeur aur longueur contact entoplastron | 106% | 84% | 96% | 120% |
| 3/1. Rapport longueur contact entoplastron aur longueur maximum | 41% | 45,5% | | 41,5% |
| 2/3. Rapport longueur symphyse sur longueur contact entoplastron | 106% | 88% | | 100% |

Décoration : chez les petits spécimens (Grauves, Ay) tel celui de la Pl. XIV fig. 2, on voit très nettement le centre de radiation des bourrelets ; ceux-ci se dichotomisent plusieurs fois avant les bords de la plaque ; suivant les individus, ils sont plus ou moins élargis et granuleux par place ; sur le spécimen figuré provenant de Grauves, ils se sont divisés en une quinzaine de bourrelets au bord médial symphysaire et en une cinquantaine au bord latéral (à partir du point symphysaire antérieur jusqu'au point postérieur latéral, à la base du lobe antérieur). Sur le spécimen figuré d'*A. parayrei*, assez érodé

Source : MNHN, Paris

par places (Pl. XVI fig. 3), on devine une dizaine de bourrelets au bord sagittal et une trentaine au bord latéral : c'est une approximation, mais je pense qu'elle rend compte de la réalité ; il serait intéressant, pour se rendre compte de la valeur taxonomique de cette différence, de disposer de plusieurs spécimens, et notamment d'un grand individu d'*Allaeochelys parayrei* ; en effet, sur le grand spécimen de Mutigny (Pl. XIV fig. 1) et celui de la coll. Lemoine (Ay?), la radiation n'est pas aussi évidente ; les bourrelets se sont divisés et anastomosés formant des auréoles à partir d'une ligne centrale, parallèle au bord de l'épiplastron touchant l'entoplastron, la radiation primaire apparaissant à la périphérie ; la décoration suit ainsi le même principe d'évolution que sur la carapace dorsale des Trionychidae. Au bord symphysaire de l'épiplastron de Mutigny, on a 18 divisions approximativement, et au bord latéral on en devine une cinquantaine, comme sur le petit spécimen de Grauves. Il se pourrait donc que le nombre des divisions des bourrelets à la périphérie soit, à l'Yprésien, supérieur à celui des spécimens du Bartonien.

Face dorsale : elle comporte un bourrelet longitudinal oblique, allongé entre le coin antéro-médial et la partie médiale du bord postérieur. Ce bourrelet est atténué chez les grands spécimens ; chez ceux-ci, le bord postérieur symphysaire est épaissi ; d'autre part il y a à l'avant une rugosité, près du bord latéral et non loin de la symphyse. La surface de l'épiplastron est déprimée médialement au bourrelet, au bord du contact avec l'entoplastron ; là, elle comporte des foramens vasculaires et la trace d'insertions musculaires comme sur la face dorsale adjacente de l'entoplastron (Pl. XIV fig. 8).

Postérieurement à la symphyse, les bords médiaux de l'épiplastron portent différents aménagements pour la réception des os contigus ; chez le plus grand spécimen il y a une plage striée, dans un plan oblique ; située juste à l'arrière de la symphyse sur la tranche médiale épaissie de l'os, elle est destinée à la réception de la pointe antérieure de l'entoplastron ; chez tous les spécimens il y a une plage striée triangulaire, plus ou moins dorsale, à l'arrière du bord médial, pour la réception de la pointe latérale postérieure de l'entoplastron ; puis, le bord postérieur de la plaque comporte une première partie recevant le premier arrondi du bord de l'hyoplastron, juste à côté de l'entoplastron ; à cet endroit, la tranche de l'os est concave et striée et forme une gouttière ; l'autre partie du bord postérieur, latérale et également striée, est rectiligne et s'amincit progressivement ; elle contacte la partie médiale du deuxième arrondi du bord antérieur de l'hyoplastron. Le bord postérieur était ainsi lié à l'hyoplastron mais par l'intermédiaire d'un ligament, de sorte que le lobe antérieur était mobile.

b) *Entoplastron*. Trois spécimens incomplets (Mutigny) ; un complet (Agéen Lemoine : Ay?) figuré Pl. XIV fig. 7-8 ; un fragment (Condé-en-Brie).

Mesures en mm du spécimen figuré AL 9230 :

| | | |
|---|---|---|
| – longueur médiane | ventrale | 38 |
| | dorsale | 39 |
| – largeur postérieure | ventrale | 41,5 |
| | dorsale | 48 |
| – épaisseur maximum | | 9 |
| – épaisseur minimum | | 4 |

De même que les autres spécimens, cet entoplastron correspond à un grand individu, presque aussi grand que celui dont on a figuré l'épiplastron Pl. XIV fig. 1. Il est triangulaire, presque équilatéral ; comme il y a toujours un peu de jeu entre l'entoplastron et les os environnants, les proportions de cet os peuvent varier d'un individu à l'autre, ceux-ci étant par ailleurs aussi grands par la longueur totale du plastron.

Il est possible que l'entoplastron s'élargisse en grandissant et soit donc relativement plus long chez les petits spécimens, comme chez *A. parayrei* ; d'après les épiplastrons conservés, on peut reconstituer la longueur et la largeur approximatives des entoplastrons correspondants ; d'après ces reconstitutions et d'après les spécimens conservés, aucun n'est aussi long relativement que chez les spécimens d'*Anosteira* où la longueur atteint une fois et demie la largeur ; les spécimens du Bassin Parisien sont, comme celui d'*Allaeochelys parayrei*, relativement beaucoup plus larges, comme aussi ceux de *Carettochelys*.

Décoration : de même que sur les épiplastrons de grande taille, la décoration radiaire est moins

Source : MNHN, Paris

évidente, mais elle subsiste comme trame, à partir d'un point un peu excentré sur la plaque ; les bourrelets très faibles sont tous anastomosés, délimitant des cupules très peu profondes.

Face dorsale : Une pointe dorsale dépasse le bord ventral aux trois angles de la plaque et s'implante sur les épiplastrons : la pointe antérieure, redressée, entre les deux épiplastrons à l'arrière de la symphyse, et chaque pointe latérale sur la plage triangulaire à l'arrière du bord médial épiplastral ; ces trois pointes rappellent celles de l'entoplastron des Testudinoïdés (voir par exemple les Emydidae, Pl. XVII fig. 8, 9 et les Chelydridae, Pl. XXXV fig. 1) ; médialement, le bord postérieur dorsal est saillant et anguleux. La surface dorsale est occupée, sur ses 2/3 antérieurs, par une zone, déprimée et vascularisée, d'insertions ligamentaires et musculaires, zone qui se prolonge sur les épiplastrons. Il n'y a ni crête sagittale ni trident saillant, contrairement aux Testudinoïdés observés ou aux Pelomedusidae. Cette zone a un contour variable d'un individu à l'autre. Sur l'entoplastron s'accrochent les procoracoïdes et plusieurs muscles (voir Bojanus, 1819 ou *éd.*, 1970, Fig. 5 pour *Emys orbicularis*), qu'il conviendrait de définir chez *Carettochelys*. Rappelons que pour Williams et MacDonell, 1952, cet entoplastron est homologue de celui de toutes les autres Tortues, sauf de celui des Trionychidae, lequel est formé des épiplastrons fusionnés, le vrai entoplastron n'étant pas développé.

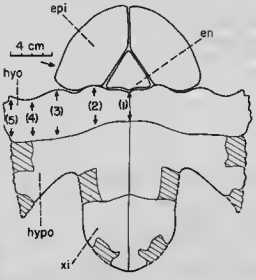



FIG. 35. — *Allaeochelys* sp. ; Marne, Sparnacien.
Reconstitution du plastron à partir d'éléments de divers individus, dont l'épiplastron (MNHN, MU 9321) et l'hyoplastron (MNHN, MU 9328) droits, × 1/4 environ, probablement d'un même individu.
*en*, entoplastron ; *epi*, épiplastron ; *hyo*, hyoplastron ; *hypo*, hypoplastron ; *xi*, xiphiplastron.

c) *Hyoplastrons*. Tous incomplets. Les plus beaux fragments proviennent de Mutigny (6) de l'Agéen Lemoine (14) dont plusieurs d'Ay, et de la collection Molez (« sables à Unios ») ; quelques fragments insuffisants à Condé-en-Brie. (Pl. XIV fig. 1, 6, 9, 12 et 16).

À l'aide de fragments de grands spécimens, tels ceux de la Pl. XIV fig. 1 et 12, j'ai reconstitué Fig. 35 le contour de l'hyoplastron de grands individus provenant du Sparnacien ; il est conforme à celui d'*Allaeochelys parayrei* (Fig. 33) et des petits spécimens yprésiens, sauf en ce qui concerne l'encoche axillaire, relativement moins profonde chez les grands spécimens, et en ce qui concerne la sinuosité correspondant à l'encoche médiale épiplastrale [Fig. 35 (2)] plus longue que la sinuosité adjacente latérale [Fig. 35 (3)] chez le plus petit spécimen yprésien (coll. Nolez).

D'après les juxtapositions de fragments provenant d'individus de même dimension d'un gisement donné (Mutigny, Ay, par exemple), l'hyoplastron est toujours plus court au bord médial [Fig. 35 (1)] qu'au fond de l'encoche [Fig. 35 (4)], comme chez *A. parayrei* et *Carettochelys*.

Source : MNHN, Paris

Il semble donc qu'indépendamment de l'espèce, l'hyoplastron du jeune ou du petit individu[1] soit relativement gracile, l'os étant court au fond de l'encoche axillaire et la sinuosité latérale [Fig. 35 (3)] à peine développée ; puis l'os s'allonge en face de l'encoche axillaire et de cette sinuosité, laquelle s'étend finalement en avant de la sinuosité médiale [Fig. 35 (2)] ; mais jusqu'à présent je n'ai pas encore trouvé d'hyoplastron complet, même petit, qui soit plus court au bord médial qu'à l'encoche axillaire, contrairement à *Anosteira* (Amérique et Asie) et à « *Pseudotrionyx* » *delheidi*.

Mesures en mm des plus petits spécimens (d'après les numéros du schéma de la Fig. 35).

| Collection Molez | AL 9227 Cuis | |
|---|---|---|
| 10 (max.) | 13 | bord médian (1) |
| 15 | 19 | sinuosité médiale (2) |
| 14 | 20 | sinuosité latérale (3) |
| 11,5 | 16 | encoche axillaire (4) |
| ? | ? | processus axillaire (5) |

De même que pour la plupart des éléments de la carapace, il n'y a pas deux lots de spécimens yprésiens séparables par les dimensions. On a tous les intermédiaires entre le plus petit et le plus grand ; dix-sept spécimens montrent une progression de longueur du bord médial de 10 mm à 33 mm : 10 — 11 — 12 — 13 — 14 — 14,5 — 15 — 15,5 — 16,5 — 17,5 — 19 — 19,5 — 20 — 21 — 25 — 30 — 33. Plusieurs autres sont de la même taille que certains de ceux-ci. La plupart proviennent du niveau sparnacien (Mutigny, Ay, Condé-en-Brie), le reste est peut-être cuisien (Agéen Lemoine imprécis, Cuis). Ainsi qu'on peut le voir sur les Figures 1, 6 et 16 de la Pl. XIV, la partie médiale du bord antérieur, épaisse, a une tranche biseautée et striée, la plaque s'avançant plus dorsalement que ventralement ; cette zone s'ajustait au bord postérieur du lobe antérieur sur la moitié de l'entoplastron et sur la partie médiale de l'épiplastron, dont les bords postérieurs sont plus étendus vers l'arrière ventralement que dorsalement ; on sait que chez *Carettochelys* le lobe antérieur est mobile et il en était de même chez les fossiles d'après la nature de la liaison des hyoplastrons au lobe antérieur.

Le processus latéral s'étend vers l'avant avec la croissance : il est bordé, comme chez *A. parayrei*, d'indentations (voir Pl. XIV fig. 9 et 12) un peu courbées dorsalement, qui s'épaississent avec la croissance ; elles venaient se loger dans les fossettes des périphériques 4 et 5 ; du tiers antérieur ou de la moitié de la quatrième jusqu'à la moitié environ de la cinquième ; ces indentations sont plus développées à l'avant et, comme on l'a vu dans l'examen des périphériques, laissent place à des stries en face de la périphérique 5 ; l'échancrure postérieure du bord du processus n'est pas la limite d'une fontanelle mais la place de cette périphérique 5 qui s'avance médialement entre l'hyo- et l'hypoplastron.

Décoration : la radiation des bourrelets est toujours nette, quelle que soit la taille du spécimen ; le centre est situé en arrière de la sinuosité latérale (3), un peu en arrière de la mi-longueur de la plaque. Dans l'ensemble, les bourrelets sont relativement fins par rapport à *A. parayrei*, particulièrement vers les bords du processus latéral où ils se dichotomisent de nombreuses fois, en s'amincissant de ce fait.

d) *Hypoplastrons*. Nombreux fragments dont quatre à Mutigny, quatre à Avenay, quatre à Condé-en-Brie, vingt-trois de l'Agéen Lemoine (certains marqués « Ay »), trois à Grauves et trois à Mancy.

Reconstitution Fig. 35 d'après plusieurs éléments du Sparnacien (Pl. XIV fig. 3, 4, 5, 13) conformes à ceux du Cuisien ou à ceux de niveaux imprécis (Agéen Lemoine), dont la pièce la plus complète (Fig. 3, AL 9216, Ay), provenant d'un grand individu.

Le contour des hypoplastrons est conforme à celui des trois spécimens d'*Allaeochelys parayrei* (Pl. XVI fig. 3). Le coin antéromédial est aigu, avancé par rapport au processus inguinal.

Malgré l'insuffisance de spécimens complets de toutes tailles, il semble que le bord postérieur

1. Chez les Tortues, suivant l'environnement, les individus atteignent ou non la taille maximum connue de l'espèce ; si bien qu'on peut avoir dans une localité un adulte beaucoup plus petit qu'un autre adulte d'une même espèce dans une autre localité. Le sexe intervient également.

Source : MNHN, Paris

lié au xiphiplastron soit d'autant plus large que l'individu est grand. Ce contact est plus large que la longueur de la plaque au fond de l'encoche inguinale, comme, je pense, chez tous les Carettochelyidae.

L'encoche inguinale, médiale par rapport à l'encoche axillaire, est plus prononcée qu'elle et forme un V dissymétrique. Le processus inguinal s'élargit vers l'arrière; son bord est strié antérieurement puis pourvu d'apophyses pour les fossettes des périphériques correspondantes (partie arrière de la cinquième, sixième périphérique et partie antérieure de la septième). Ce processus est plus long que l'axillaire. Alors que ce dernier est à peu près plan, le processus inguinal s'élève dorsalement en se courbant vers l'arrière.

Décoration : la radiation des bourrelets reste très évidente même chez les grands individus, surtout au processus inguinal. Avec la croissance, elle s'atténue par confluence des bourrelets, comme sur les autres plaques. Le centre de radiation est situé sur le corps médial de l'os, sur une transversale atteignant la mi-longueur de l'os par rapport au fond de l'encoche inguinale.

Les bourrelets se dichotomisent plusieurs fois vers le processus, en nombre équivalent, semble-t-il, à celui atteint par *A. parayrei*.

Face dorsale : la plaque est épaissie avec un bourrelet transversal atteignant le bord médial, un peu en arrière de sa mi-longueur.

Au bord postérieur, latéralement (Pl. XIV fig. 3), il y a une encoche et une pointe vers l'arrière, s'imbriquant avec une pointe et une encoche du bord antérieur du xiphiplastron, comme chez *A. parayrei*.

e) *Xiphiplastron*. Cinq fragments à Mutigny dont un Pl. XV fig. 2; cinq fragments de l'Agéen Lemoine dont un Pl. XIV fig. 15 provenant d'Ay, et un autre de Cuis; un fragment à Condé-en-Brie; deux à Grauves, divers fragments insignifiants.

Comme chez *Allaeochelys parayrei*, le xiphiplastron représente à peu près un quart d'ellipse à grand axe sagittal; il est effilé à l'arrière.

Le bord latéral est arrondi régulièrement; l'extrémité postérieure est plus aiguë chez les petits spécimens. Le bord antérieur porte latéralement (Pl. XIV fig. 15) l'apophyse forte et la fossette latérale faisant vis-à-vis à l'indentation correspondante de l'hypoplastron.

Décoration : la radiation des bourrelets est évidente, même sur le plus grand spécimen (Pl. XIV fig. 15), à partir d'un point excentré sur la plaque, latéro-antérieurement. Sur le grand spécimen, les bourrelets anastomosés et interrompus sont relativement plus étroits et l'aspect plus granuleux que chez les petits spécimens.

Face dorsale : légèrement concave, déprimée, et moins épaisse médianement, épaissie postérieurement en un bourrelet dorsal formant la bissectrice de l'angle postérieur et se terminant par une rugosité striée.

Éléments de comparaison : il n'y a pas assez d'échantillons complets pour chiffrer la variation morphologique avec la croissance de l'espèce. Certains éléments, petits ou moyens, ont la forme relativement étroite du xiphiplastron d'*Allaeochelys parayrei*; le grand spécimen AL 9218 figuré paraît relativement plus large par rapport à sa longueur médiane; déjà, chez *A. parayrei*, le petit xiphiplastron figuré était relativement plus étroit que celui, plus grand, du lectotype; le tableau 13 comporte quelques mesures approximatives des meilleurs fragments.

D'après ces quelques mesures on voit qu'il se peut bien que la largeur augmente plus que la longueur avec la croissance, ce qui est fréquent chez les reptiles; les échantillons d'*A. parayrei* sont plus petits que ceux de l'Yprésien et les rapports de mesures sont comparables. On ne peut tirer aucun argument en faveur d'une différence spécifique. On constate seulement que dans l'Yprésien on a couramment des plus grands spécimens que dans le Bartonien et que, de ce fait, les xiphiplastrons sont plus larges. Chez *Anosteira* en Amérique et en Asie (*A. ornata* et *A. manchuriana*), les spécimens sont petits et les xiphiplastrons relativement plus étroits (largeur sur longueur de l'ordre de 35%), alors que chez *Carettochelys* les spécimens sont grands et relativement beaucoup plus larges (largeur sur longueur de l'ordre de 75%).

f) *Reconstitution du plastron*. À partir des plus grands spécimens provenant de l'Yprésien de la coll. Lemoine (Ay, âge sparnacien probable), semblables aux spécimens incomplets de Mutigny (Spar-

Source : MNHN, Paris

nacien), j'ai reconstitué Fig. 35 le plastron d'un grand individu de 260 à 280 mm de longueur, ce qui, d'après *A. parayrei*, correspondrait à une carapace dorsale d'environ 380 mm de longueur.

TABLEAU 13. — (Mesures en mm). Xiphiplastrons d'*Allaeochelys* sp., Bassin Parisien, comparés à *A. parayrei*.

| | AY<br>AL<br>9218 | Cuis.<br>AL<br>9246 | Ay?<br>AL<br>"44" | A. parayrei<br>holotype | | sp. figuré<br>Pl. VI | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | dr. | g. | dr. | g. |
| Longueur médiane | gg | 58<br>(min.) | 60<br>(env.) | 47 | 47 | 34 | 32 |
| Largeur antérieure | 56 | 32? | 34<br>(env.) | 27 | 30 | 15 | 17 |
| Largeur au centre de radiation | 55 | 31 | 33 | | | 14,5 | 16 |
| Epaisseur maximum du fragment | 9 | 6 | 7?<br>(min.) | | | | |
| Epaisseur minimum du fragment | 5 | 3,5 | 3,5 | | | | |
| % Largeur antérieure / longueur médiane | 63 | 53-55? | | 57 | 63 | 44 | 53 |
| % Largeur au centre de radiation sur longueur médiane | 62 | 51-54? | 55? | | | 42,5 | 50 |

Ce plastron, plus grand que ceux du petit spécimen (Fig. 33) et du lectotype d'*A. parayrei*, est plus massif : épiplastrons et xiphiplastrons relativement plus larges, processus axillaire plus long aux encoches moins profondes. Ce plastron est plus proche de celui de *Carettochelys* que de celui d'*Anosteira*. Avec les petits spécimens de l'Yprésien, on pourrait reconstituer un plastron probablement très voisin de celui d'*Allaeochelys parayrei*; il ne s'en distinguerait peut-être que par la décoration plus fine et par certains détails comme le contour un peu différent de l'épiplastron, relativement plus étréci à mi-longueur. En résumé, chez *Allaeochelys* et particulièrement à l'Yprésien, le lobe postérieur est plus long et plus étroit que le lobe antérieur, tous deux étant d'autant plus larges que l'individu est grand; le contact de l'épiplastron avec l'entoplastron est inférieur en longueur à la demi-longueur maximum du premier élément. À l'Yprésien, l'entoplastron est un peu plus large que long, au moins chez les spécimens moyens à grands qui sont seuls connus; le pont met en contact le plastron avec la carapace dorsale depuis la périphérique 4, en partie, jusqu'à la périphérique 7, en partie et, par estimation, la plus petite longueur du pont représente 24 à 30% de la longueur du plastron; ce pont est peu échancré antérieurement par rapport au bord médial de l'hyoplastron, court. La largeur du contact hypo-xiphiplastron représente, sur les spécimens examinés de l'Yprésien, plus de la moitié mais moins des 2/3 de la longueur du xiphiplastron; elle est supérieure ou égale aux 2/3 de la longueur médiane de l'hypoplastron.

Source : MNHN, Paris

Comme chez *A. parayrei*, le lobe postérieur n'est pas deux fois plus long que la région du pont à l'échancrure inguinale.

3. — *Humérus.*

— Matériel : quatre humérus gauches provenant de Mutigny (Sparnacien) dont deux figurés Pl. XIV : le spécimen MU 9319, Fig. 28 à 30, dont il manque un fragment de diaphyse, et le spécimen MU 9316, Fig. 27, dont il manque le processus latéral ulnaire brisé à la base.

— Mesures (en mm) :

| | MU 9319 | MU 9316 | *Carettochelys* |
|---|---|---|---|
| longueur maximum médiane | 53 | 43 | 95 |
| largeur maximum proximale d'un tubercule à l'autre | 26 | | 56 |
| largeur distale maximum | 14,5 | 12 | 25 |
| longueur maximum de l'os à partir de l'extrémité du grand tubercule | 59 | | 104 |
| largeur minimum de la diaphyse | 8 | 6 | 12 |

Walther (1922) a comparé l'humérus de *Carettochelys insculpta* à celui de *Trionyx* dont il est proche. Harrassowitz (1922) donne une figure passable de celui de l'espèce fossile (Pl. 4 fig. 4) et de celui de *Carettochelys* (Pl. 4 fig. 1).

*Morphologie et comparaison.*

J'ai personnellement observé un humérus de *Carettochelys* conservé au British Museum (Natural History) de Londres, BM 1903-7-10-1, correspondant à une carapace dorsale de 480 mm de longueur médiane. Il n'est pas essentiellement différent de ceux de l'*Allaeochelys* de la Marne.

L'humérus des Carettochelyidae se distingue de celui des Trionychidae par la diaphyse plus courte et moins courbe, la tête relativement moins ronde et plus allongée dorso-ventralement ; le petit trochanter ou tubercule radial (tub.rad) interne est plus court ; le grand trochanter ou tubercule ulnaire latéral (tub.lat.uln) est relativement un peu plus long et un peu plus décollé de la tête, laquelle est plus saillante dans la fosse intertuberculaire (f.int.tub) ; la partie trochléaire distale est plus massive, la facette radiale (fac.rad) plus saillante et anguleuse ; le canal ectépicondylaire est fermé (ce n'est donc pas une gouttière) et débouche par un foramen (for.ect) dorsal proximal et un foramen ventral distal. Les dispositions des principales crêtes et dépressions d'attaches musculaires sont conformes chez *Allaeochelys* et *Carettochelys* : 1) tubérosité à la base externe du petit trochanter ; 2) forte dépression dorsale allongée latéralement, juste en arrière de la racine du grand trochanter ; elle est accompagnée latéralement d'une zone rugueuse plus ou moins saillante ; 3) une concavité dorsale plus ou moins dédoublée juste en arrière et en dessous de la tête ; la partie latérale de cette concavité se prolonge sur la racine dorsale du grand tubercule. Chez *Trionyx* (*T. gangeticus*), la première de ces dispositions n'existe pas sur l'humérus qui porte en revanche une dépression dorsale à la base du petit tubercule médial, juste à la racine de la diaphyse ; elle se trouve amoindrie chez *Lissemys* et *Cycloderma* ; la deuxième disposition n'existe pas chez *Trionyx*, mais elle est présente chez *Lissemys* et *Cycloderma* ; elle est aussi prononcée chez *Allaeochelys* que chez *Lissemys*. L'humérus d'*Allaeochelys* est plus proche de celui de ces deux Trionychidae Lissemydinae que de celui de *Trionyx*, non seulement par les dispositions d'attaches musculaires, mais aussi par la saillie et le détachement de la tête par rapport aux tubercules.

4. — *Mandibule.*

Portion importante de mandibule, Agéen Lemoine, Fig. 36 et Pl. XIV fig. 25 et 26.

Cette pièce était brisée en plusieurs fragments qui avaient été mal ajustés ; je n'ai pu rassembler correctement qu'une partie des fragments de dentaires et n'ai pu intégrer quatre morceaux dont deux de dentaires et deux de la partie articulaire. La partie figurée de cette mandibule comporte les dentaires fusionnés (moins une esquille latéro-antérieure, la partie médio-postérieure symphysaire et la partie latéro-postérieure) et les coronoïdes (moins une petite portion médio-antérieure). Les deux fragments de la région articulaire constituaient une portion antérieure de la facette glénoïde (*area articularis mandibularis*).

Source : MNHN, Paris

Par comparaison avec le spécimen BM 1903-7-10-1 de *Carettochelys*, la mandibule yprésienne d'*Allaeochelys* correspondait à un individu d'environ 400-450 mm de longueur de carapace, si le rapport mandibule-carapace était voisin chez les deux genres :

Cette mandibule pourrait ainsi appartenir à un des grands individus de l'Agéen Lemoine, dont on a des restes de carapaces de cette dimension, tel AL 9245, fragment de nuchale provenant d'Ay, de 75 mm de largeur antérieure, ce qui correspond à un individu d'environ 400 mm de long par comparaison avec *Carettochelys* (longueur de carapace 431 mm, largeur antérieure de la nuchale 90 mm). Des individus d'*Allaeochelys* à peu près aussi grands que l'actuel *Carettochelys* ont existé par ailleurs, notamment en Angleterre, tel « *Anosteira* » *anglica* (Hordwell) qui a un xiphiplastron de 110 mm de longueur.

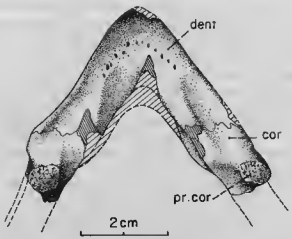



FIG. 36. — *Allaeochelys* sp.; Région d'Épernay, Yprésien.
MNHN, coll. Lemoine, AL 9134; probablement en provenance d'Ay ou de ses environs (Avenay, Mutigny), Sparnacien.
Partie antérieure de la mandibule, face dorsale, × 9/8.
*dent*, dentaire; *cor*, coronoïde; *pr.cor*, *processus coronoideus*.

*Description :* en vue dorsale (Fig. 36 et Pl. XIV fig. 26) la partie antérieure est triangulaire; la symphyse est pointue et très légèrement courbée vers le haut à l'avant, sa surface dorsale étant très légèrement concave, sans crête ni cavité sagittale; une rangée de foramens vasculaires est disposée en arc de cercle au milieu de la partie symphysaire de la surface triturante. Sur chaque branche dentaire (dent.), cette surface est très légèrement concave; chaque bord médial est limité par un bourrelet épais, crénelé, qui se prolonge antérieurement de chaque côté de la symphyse, en s'atténuant, jusqu'au foramen vasculaire postérieur de la rangée semi-circulaire; à l'arrière, la surface triturante s'élève vers le très fort processus coronoïde (pr.cor) dressé abruptement, large et arrondi au sommet, légèrement extroversé. Le coronoïde (cor) constitue entièrement ce processus. La suture dentaire-coronoïde, située à la base antérieure du processus, est disposée transversalement.

En vue latérale (Pl. XIV fig. 25), les dentaires (dent.) forment un bec légèrement dressé et la montée du processus coronoïde (pr.cor) est abrupte. Des foramens alvéolaires sont disposés au long du bord externe de la surface triturante tout en haut de la face latérale dentaire.

La base latérale du processus coronoïde et le dentaire en dessous de celui-ci sont creusés en une profonde fosse dentaire externe (f.dent.ext) qui se prolonge vers l'avant dans l'épaisseur du dentaire; cette fosse est caractéristique des Carettochelyidae; vers l'avant et à l'avant de cette fosse en cul de sac, se trouvent deux petits foramens qui doivent s'ouvrir sur le *canalis alveolaris inferior*. Walther (1922) parle de *foramen mentale posterius* (c'est-à-dire le *foramen dentofaciale majus*) très fortement agrandi pour des insertions musculaires. Harrassowitz (1922, p. 168) décrit cette fosse chez l'espèce de Messel et la compare à celle de *Carettochelys* (Pl. 3 fig. 5), signalant son absence chez les Trionychidae.

Face médiale : juste en dessous et en avant du bord médial dorsal de la suture dentaire-coronoïde, s'ouvre le *foramen alveolare inferius* du *canalis alveolaris inferior*, dans le haut de la concavité longitudinale du *sulcus cartilaginis meckeli*, qui s'étend médialement à côté du précédent, interne.

Source : MNHN, Paris

Fragment de la région articulaire : l'articulaire, médial, et le surangulaire, latéral, participent tous deux à l'*area articularis mandibularis*, qui est vaste et à peine concave. À l'arrière, les deux os forment un fort *processus retroarticularis*, brisé postérieurement, dont l'articulaire constitue, semble-t-il, la plus grande partie. Latéralement, sous la facette articulaire étalée dorsalement, le surangulaire porte deux foramens pour le rameau mandibulaire du V3.

*Comparaison.*

Cette mandibule est comparable à celle de l'espèce de Messel étudiée par Harrassowitz (1922) et qui est observable ventralement et latéralement. D'après les informations de cet auteur (1922, p. 168-169 et pl. 6, fig. 5), cette petite mandibule (environ 30 mm de longueur) est conforme dans les parties visibles à celle de la Marne ; elle appartient, pour moi, au même genre *Allaeochelys*. De *Carettochelys* elle se distingue, d'après Harrassowitz, par deux points : la partie triangulaire, située sous la surface articulaire latéralement, est plus petite et porte deux orifices nerveux au lieu d'un ; il estime que la première différence n'a pas de signification particulière et qu'il ne peut juger de l'importance de la seconde. Personnellement, je pense que la première tient à la petite dimension de l'individu de Messel et, en ce qui concerne l'individu français, je ne vois pas de différence par rapport à *Carettochelys*. Pour le nombre de foramens nerveux, il y en a deux sur le spécimen de la Marne comme à Messel, mais il faudrait voir chez *Carettochelys* si ce nombre est variable. En tout cas, chez les Trionychidae, la présence d'un second foramen petit par rapport au premier est occasionnelle, variable individuellement et d'un côté à l'autre de la mandibule.

Il me semble que la mandibule française d'*Allaeochelys*, dont je donne deux mesures ci-dessous, a un processus coronoïde plus haut, par rapport à la longueur antérieure, que chez *Carettochelys*, dont je n'ai pas pris les mesures correspondantes ; cela apparaît sur les dessins donnés par Waite (1905) et Walther (1922) en comparaison de la Pl. XIV fig. 25 :

– hauteur au processus coronoïde : 33 mm.
– distance entre la pointe antéro-supérieure de la symphyse et l'extrémité postérieure du coronoïde = 49 à 50 mm.

Une fois retiré le bec corné, la mandibule de *Carettochelys* paraît plus fine que celle d'*Allaeochelys* conservée ici.

La rangée semi-circulaire de foramens de la surface triturante s'étend, chez le genre actuel, au-delà des prolongements des bourrelets médiaux, c'est-à-dire plus en arrière que chez le fossile, ce qui n'a peut-être pas grande signification.

Comparaison avec les Trionychidae : dans cette famille, la mandibule varie d'un genre à l'autre par son contour antérieur, les proportions du processus coronoïde, de la symphyse et de la région articulaire, etc., mais elle a beaucoup d'analogies avec celles des Carettochelyidae, ainsi que le constatait Walther (1922) en comparant *Trionyx* (*cartilagineus*) et *Carettochelys* ; pour moi, les principales ressemblances concernent : le processus coronoïde développé (peu chez *Lissemys* toutefois), la surface articulaire importante, triangulaire, avec grande participation du surangulaire (les noms des surangulaire et articulaire sont inversés sur les figures de Walther, Pl. XXVIII) et le fort processus rétroarticulaire constitué du surangulaire et de l'articulaire. La principale différence est l'approfondissement antérieur extraordinaire de la fosse dentaire, contrairement aux Trionychidae où elle est faible et haute ; s'y ajoute l'absence d'élargissement du bord externe du bec, présent chez la plupart des Trionychidae, et qui porte les gros foramens alvéolaires ; notons que chez *Chitra* ce bord est peu élargi dorsalement ; en outre, aucun Trionychidé n'a une symphyse aussi pointue antérieurement que chez les Carettochelyidae.

Source : MNHN, Paris

## C. – COMPARAISON DES *ALLAEOCHELYS* DE FRANCE

1. – « *APHOLIDEMYS SUBLAEVIS* » Pomel, 1847 a et « *A. GRANOSA* » Pomel, 1847 a.

Description originale de Pomel : « à Cuis-La-Motte ... des Tortues sans écailles, ou *Trionyx*, qui ont un caractère remarquable dans la présence de pièces marginales bien plus développées que dans les *Cryptopus* avec un plastron comme dans les *Gymnopus*. C'est une liaison entre les émydes et les *Trionyx*, bien plus évidente que par le *tetrosternum* puisque certaines émydes vivantes ont aussi ces granulations de la surface. Ici c'est une carapace à laquelle il ne manque plus que des écailles pour être celle d'une émyde à surface tuberculée. Je donne à ce nouveau sous-genre [de *Trionyx*] le nom d'*Apholidemys*, renfermant probablement deux espèces (*A. sublaevis* et *A. granosa*) ». (Par « émydes » il faut entendre *Lissemys* = *Emyda*).

Les spécimens ainsi décrits par Pomel et provenant de Cuise-Lamothe ou La Motte (Oise), stratotype du Cuisien, n'ont pas été retrouvés. J'ai représenté quelques fragments provenant de cette localité (Pl. XIV, fig. 14 et 24) et appartenant à l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, à Bruxelles. Les collections du Muséum de Paris comportent d'autres fragments provenant de cette localité, mais malheureusement ils ont été réunis à des pièces provenant de Cuis (Marne), récoltés soit dans le niveau cuisien, soit dans le niveau sparnacien sous-jacent aux Sables à Unios et Térédines (Agéen Lemoine). Divers étudiants amateurs de fossiles m'ont affirmé avoir récolté à Cuise des fragments de Tortues analogues à ceux des Sables à Unios que je leur ai montrés et l'un d'eux, M. Profichet, m'en a apporté quelques-uns ; il est évident qu'un Carettochelyidé est présent à Cuise ; les fragments que j'ai observés appartiennent très probablement au même genre que ceux des gisements de la Marne, yprésiens, et que ceux du Castrais, bartoniens.

D'autre part, on a vu que la décoration varie, de granuleuse (*granosa*) à presque lisse (*sublaevis*), suivant les différentes parties de la carapace d'*Allaeochelys*, de sorte que l'on ne peut admettre les deux noms d'espèces de Pomel. Enfin, on verra par la suite qu'il est possible que plusieurs genres de Carettochelyidae aient existé à l'Yprésien dans le Monde, quoiqu'un seul genre semble s'être manifesté à cette époque en France.

Il est donc très probable que les termes *Apholidemys* et *Allaeochelys* soient synonymes, mais ce n'est pas prouvé.

Lorsqu'il étudia le matériel du Castrais, Noulet (1867) fut frappé par la ressemblance de ses caractéristiques avec celles données par Pomel dans sa « définition » d'*Apholidemys* : décoration trionychoïdienne, présence de plaques marginales (périphériques). Troublé par le classement de ce genre comme sous-genre de *Trionyx* et n'ayant pu retrouver les pièces de Pomel, il fut amené à créer *Allaeochelys parayrei*. Actuellement je considère qu'il faut conserver le nom d'*Allaeochelys* Noulet, 1867 en attendant que du nouveau matériel de Cuise permette de redéfinir *Apholidemys*.

C'est au genre *Apholidemys* que Matheron (1869, p. 26) rapportait quelques éléments de Tortues provenant du Rognacien (Maestrichtien) de Provence pour lesquels il créait l'espèce *gaudry*. J'ai examiné la collection Matheron au Musée de Marseille : les pièces qui comportent les grandes rugosités dont parle Matheron n'appartiennent pas aux Carettochelyidae ni aux Trionychidae, mais à une famille encore incertaine et, probablement, à un genre nouveau de Cryptodires.

2. – SPÉCIMENS YPRÉSIENS COMPARÉS À *A. PARAYREI*.

On a vu que le matériel yprésien est disparate : plusieurs localités et deux niveaux (Sparnacien et Cuisien), fragmentaire (pas d'individus ni même de plastron ou de carapace dorsale complets). On a vu qu'il est difficile de faire la part des caractères spécifiques et des variations individuelles. *A. parayrei* n'est pas, non plus, suffisamment connu : pas de crâne, pas de plastron adulte (grand) complet, pas de

Source : MNHN, Paris

carapace dorsale jeune (petite) complète. Les spécimens yprésiens ont atteint des dimensions (280 mm de longueur du plastron, 400 à 450 mm de longueur de carapace) supérieures à celles des spécimens du Castrais connus, ce qui aboutit à une morphologie différente du plastron : élargissement des épiplastrons et de l'entoplastron, allongement des hyoplastrons, élargissement des xiphiplastrons. On a vu qu'il se pourrait qu'il y ait eu une différence spécifique dans le nombre de dichotomisations des bourrelets de la décoration du plastron, plus nombreux et plus étroits à l'Yprésien. Cela demande à être vérifié. En outre, on ne peut pas non plus savoir le nombre d'espèces (une ou plusieurs) présentes à l'Yprésien.

J'estime donc qu'il convient de ne pas donner de détermination spécifique au matériel Yprésien. Sa comparaison et celle d'*A. parayrei* avec le matériel étranger montre qu'il appartient au même genre : le nom d'*Apholidemys* ne pouvant être retenu, je l'attribue à *Allaeochelys* sp.

J'ai donné une diagnose provisoire de l'espèce *parayrei*, en précisant qu'elle incluait bien des caractères du genre. D'après l'étude du matériel yprésien et si ce dernier appartient à une espèce distincte, des caractères du genre seraient l'absence d'écailles, la longueur du contact entoplastron-épiplastron, les proportions du xiphiplastron et des deux lobes par rapport au pont, la longueur de la jonction du plastron à la carapace dorsale. Ajoutons-y la proportion relative des différents segments de l'hyoplastron, toujours plus long au fond de l'encoche axillaire qu'au bord médial sur les spécimens conservés.

## II. — LES GENRES DE CARETTOCHELYIDAE

### A. — Comparaison des espèces fossiles.

En créant *Castresia munieri* pour un spécimen d'*Allaeochelys parayrei*, De Stefano (1902b) n'était pas le premier auteur à ignorer le nom d'*Allaeochelys* Noulet, 1867. Avant lui, Leidy (1871a) créait *Anosteira*, espèce-type *ornata*, de l'Eocène moyen (Bridger B) du Wyoming, États-Unis; Dollo (1886) créait *Pseudotrionyx*, espèce-type *delheidi*, du Bruxellien (Eocène moyen) de Melsbroek Belgique. Par la suite, presque tous les spécimens de Carettochelyidae fossiles trouvés hors de France furent rapportés à *Anosteira*, bien que *Pseudotrionyx* fut éventuellement évoqué comme genre apparenté, de même qu'*Apholidemys*. Toutefois un nouveau genre fut encore créé : *Pseudanosteira* Clark, 1932, espèce-type *pulchra*, Uinta (Eocène supérieur) de l'Utah, États-Unis. D'autre part, en même temps que Dollo créait *Pseudotrionyx*, Ramsay (1886) révélait la découverte en 1885 d'une nouvelle tortue vivant dans la rivière Fly en Nouvelle-Guinée : *Carettochelys insculpta*.

Nous verrons que plusieurs des spécimens placés dans le genre *Anosteira* peuvent appartenir au genre *Allaeochelys* et que le genre *Anosteira* semble bien en être distinct. Toutefois, le genre de Noulet ne peut être considéré comme un *nomen oblitum* puisque dans les cinquante ans après sa création il fut employé par Caraven-Cachin (1898) et Stehlin (1904), avant d'être repris par Bergounioux (1931a, 1935).

HORS DE FRANCE, les espèces fossiles de Carettochelyidae (cf. tableau 14) précédemment placées dans le genre *Anosteira*, sont les suivantes :

| | |
|---|---|
| Europe : | *Anosteira anglica* Lydekker, 1889, Hordwell, Hampshire (Bartonien). |
| | *A. crassesculpta* et *gracilis* Harrassowitz, 1922, Messel (Lutétien). |
| Asie : Eocène imprécis : | *A. mongoliensis* Gilmore, 1931, Formation Ulan, Mongolie Intérieure. |
| | *A. manchuriana* Zangerl, 1947a, Manchourie. |
| | *A. maomingensis* Chow & Liu, 1955, Maoming, Chine. |
| | *A. shantungensis* Cheng, 1961, Shantung, Chine. |
| | *A. linguanica* Young & Chow, 1962, Kwantung, Chine. |

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 14. — Tableau de répartition des « espèces » fossiles de Carettochelyidae.

| | Eocène inférieur | Eocène moyen | Eocène supérieur,+ Oligocène inférieur ? |
|---|---|---|---|
| Espagne | | Allaeochelys casasecai (Lutétien Corrales) | |
| France | Allaeochelys sp. (Sparnacien-Cuisien Bassin Parisien) | | Allaeochelys parayrei (Bartonien du Castrais) |
| Belgique | | "Pseudotrionyx" (=? Allaeochelys)delheidi (Bruxellien Melabroek) | |
| Angleterre | Allaeochelys sp. (London Clay) | | Allaeochelys anglica (Hordwell) |
| Allemagne | | Allaeochelys gracilis = crassesculpta (Messel) | |
| Amérique du Nord | ? Anosteira radulina (Bridger A) | Anosteira ornata (Bridger B) | Anosteira pulchra (Uinta C) |
| Asie: Chine Mongolie | Anosteira mongoliensis, manchuriana, maomingensis, shantungensis, ? A. linguanica. | | |

Source : MNHN, Paris

Amérique du Nord : *A. ornata* Leidy, 1871, Bridger B, Wyoming, espèce-type du genre.
*A. radulina* Cope, 1872, Bridger A, Wyoming.

Chaque fois que les spécimens sont suffisamment complets et bien figurés dans la littérature, on retrouve un certain nombre de caractères communs à l'espèce *ornata* d'Amérique du Nord et à celles d'Asie ainsi qu'à *Pseudanosteira pulchra*. En revanche, les espèces européennes *anglica*, *crassesculpta* et *gracilis*, dans la mesure où elles sont connues, sont plus proches d'*Allaeochelys parayrei*. Seule l'espèce américaine *radulina* pourrait éventuellement appartenir à *Allaeochelys*.

LE TABLEAU 15 résume les différences que l'on peut envisager entre les trois genres. Il demande à être vérifié sur les spécimens, étant donné qu'il s'appuie sur les observations des auteurs, pas toujours précises, ou sur les miennes uniquement d'après la littérature (photographies, schémas). Il montre dans quelle voie on pourra chercher des distinctions.

Étant donné les déformations des fossiles, certaines différences apparentes sont difficiles à chiffrer. Ainsi :

— le lobe postérieur d'*Anosteira* est un peu ou très nettement plus long que son lobe antérieur suivant les « espèces » ;

— chez *Allaeochelys* et *Carettochelys*, il n'est jamais nettement plus long et paraît même court sur certaines représentations de *Carettochelys*.

La décoration devrait être systématiquement étudiée pour discerner les différences entre les petits spécimens d'*Allaeochelys* et ceux d'*Anosteira*.

Ces derniers sont toujours petits : le plus grand *Anosteira* est « *Pseudanosteira* » *pulchra*, 190 mm de longueur. Ceci est important car on a à Messel plusieurs spécimens d' « *Anosteira* » plus petits que celui de l'espèce *pulchra*, ayant les caractéristiques d'*Allaeochelys parayrei* ; en outre le petit spécimen figuré d'*A. parayrei* est également plus petit que certains spécimens d'*Anosteira* et que « *Pseudanosteira* ». Autrement dit, même si certains caractères sont différents en fonction de la dimension, c'est-à-dire de la croissance, d'autres le sont indépendamment d'elle et militent en faveur des regroupements d'espèces que j'ai effectués :

a) *Asie. Anosteira* :

– *A. manchuriana* : la plus complète et nettement distincte d'*ornata* par les rapports de mesures de ses éléments plastraux.
– *A. mongoliensis* : proche d'*ornata*, mais apparemment pas de sillons d'écailles sur la nuchale.
– *A. maomungensis* : espèce à redéfinir, peut-être synonyme d'une précédente.
– *A. shantungensis* : carapace dorsale typique d'*Anosteira*. Plastron inconnu, donc espèce douteuse. Comme *A. pulchra*, neurale 1 à petits côtés latéraux postérieurs et neurale 2 quadrangulaire (variation à l'intérieur du genre *Anosteira*?).
– ?*Anosteira lingnanica* : espèce à pont relativement long, le plastron s'étendant jusqu'au milieu de la périphérique 4 ; le bord médian de l'hyoplastron n'est pas conservé. Apparemment, pas d'écailles sur la carapace dorsale. Cette espèce est, soit un représentant du genre *Allaeochelys*, soit une espèce montrant que la coupure entre les deux genres n'est pas nettement tranchée : il n'y aurait qu'un seul genre fossile avec différentes lignées d'espèces et plusieurs évolutions parallèles dans chaque continent. Étant la plus massive des espèces asiatiques, *lingnanica* pourrait être proche de l'origine de *Carettochelys* : il est plus vraisemblable que celui-ci, apparu en Nouvelle-Guinée au Miocène, provienne d'une espèce asiatique plutôt que d'une espèce européenne.

b) *Amérique.*

– *Anosteira ornata* Leidy, 1871 a : espèce-type (voir tableau 15). Longueur médiane de la carapace dorsale : 125 mm. Voir Hay, 1908, p. 279.
– ?*Anosteira* ou ?*Allaeochelys radulina* : espèce insuffisamment fondée par Cope (1872) sur deux périphériques deux fois plus grandes que celles d'*A. ornata*. D'après la forme rhomboïdale de la périphérique 1, il s'agirait plutôt d'un représentant d'*Allaeochelys*.
– *Anosteira pulchra* (Clark, 1932) : espèce de grande taille (190 mm de longueur de carapace) dont le plastron est insuffisamment conservé. La création du genre *Pseudanosteira* par Clark (1932) repose sur la forme un peu particulière des neurales antérieures et la subdivision des trois écailles Vertébrales d'*Anosteira*, autrement dit une réduction moins forte de la série Vertébrale. On ne dispose pas de spécimens assez nombreux de chaque « espèce » d'*Anosteira* pour faire la part des variations individuelles et spécifiques et les « caractères du genre » *Pseudanosteira* ne sont pas convaincants.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 15. — Tableau de comparaison des caractères des genres de Carettochelyidae.

| | Amérique du Nord<br>Anosteira ornata | France<br>Allaeochelys parayrei et sp. | Nouvelle-Guinée<br>Carettochelys inasculpta |
|---|---|---|---|
| aérie neurale | continue | continue | continue ou interrompue par placea |
| sillons d'écaillea dorsales | oui | non, sauf exception | non chez l'adulte oui chez le juvénile |
| longueur du pont/longueur du plastron | environ 18% | environ 24 à 30% | environ 35 à 40% |
| plastron lié à la carapace dorsale | de l'extrémité postérieure de la périphérique 4 au début de la 7e | du milieu approximatif de la périphérique 4 au début de la 7e | de l'extrémité postérieure de la périphérique 3, ou tout début de la 4e, jusqu'à la 7e, plus ou moins loin sur elle |
| largeur/longueur de l'épiplastron | environ 30 à 35% | 37 à 51% | autour de 45% |
| longueur/largeur de l'entoplastron | environ 1,5 fois | un peu supérieure ou inférieure suivant la dimension de l'individu | égale ou un peu inférieure |
| longueur contact entoplastron-épiplastron par rapport à la longueur maximum de l'épiplastron | $\geq$ 2/3 | 40 à 45%<br>($\sim$ 1/2) | $<$ 1/2 |
| longueurs de l'hyoplastron (voir schéma Fig. 84) | (2)$>$(1)$>$(3)$\geq$(5)$>$(4)<br>soit :<br>plus long au bord médial qu'à l'encoche axillaire | (5),(3),(2)*$>$(4)$>$(1)<br>bord médial relativement court | (5),(3),(2),(4)*$>$(1)<br>bord médial relativement court |
| longueur de l'hypoplastron | au fond de l'encoche inguinale, égale ou un peu supérieure à la longueur de l'os,postérieureà l'encoche | comme Anosteira | apparemment courte après l'encoche inguinale |
| largeur du contact hypo-xiphiplastron par rapport :<br>1) à la longueur médiale de l'hypoplastron | 1) égale ou nettement inférieure à la moitié de cette longueur | 1)$\simeq$ ou $>$ 2/3 de cette longueur | 1) comme Allaeochelys |
| 2) à la longueur médiale du xiphiplastron | 2) égale à la moitié env. de cette longueur (30 à 37%) | 2) entre 1/2 et 2/3 de cette longueur (44 à 64%) | 2) voisine des 3/4 de cette longueur (env. 75%) |

(*) d'un individu à l'autre ces éléments sont supérieurs, égaux ou inférieurs les uns par rapport aux autres, l'hyoplastron s'allongeant progressivement latéralement avec la croissance, semble-t-il.

Source : MNHN, Paris

c) *Europe, Allaeochelys* ;

– *Allaeochelys* « *anglica* » (Lydekker, 1889) : espèce d' « *Anosteira* » fondée sur une périphérique et un xiphiplastron (holotype) de 70 × 110 mm de longueur, c'est-à-dire les dimensions d'un grand spécimen d'*Allaeochelys* de la Marne. Décoration conforme à celle des plus grands spécimens d'*Allaeochelys*. Placée dans le genre *Anosteira* par Lydekker à cause du trajet oblique de la suture hypoxiphiplastrale, contrairement, soi-disant, à *Pseudotrionyx delheidi* ; cette suture a un trajet variable individuellement chez les spécimens de France.

– *Allaeochelys crassesculpta* = *gracilis* (Harrassowitz, 1922) : espèces mal définies par Harrassowitz (1922) et nécessitant une révision, d'autant plus que le matériel est beau et comporte le seul crâne fossile de Carettochelyidae. Il est possible que des sillons soient présents sur un des grands spécimens de « *crassesculpta* ». La morphologie et les rapports de mesures des plastrons sont conformes à ceux d'*Allaeochelys*.

D'après le tableau de mesures donné par Harrassowitz p. 160, la largeur des xiphiplastrons par rapport à leur longueur (*A. gracilis*, spécimens 2 et 1) est de 64 % et 56 % ; celle d'*A. crassesculpta* (spécimens 4 – 3 et 6) est de 56 %, 57,5 % et 55 % ; ces pourcentages ne sortent pas du cadre des variations des spécimens de France (44 à 64 %) et sont éloignés des 30 à 37 % d'*Anosteira*. Bien que les plus petits spécimens soient de la dimension d'*A. ornata* (130 à 200 mm de longueur de carapace), la morphologie et notamment celles des hyoplastrons et leurs proportions sont celles d'*Allaeochelys* : (3), (2), (5) > (4) > (1) (schéma Fig. 35).

Hummel (1929, p. 28) avait déjà signalé la ressemblance des carapaces dorsales d'*A. crassesculpta* et de *Castresia mumeri* (= *A. parayrei*). La décoration plus ou moins fine intervient dans la distinction par Harrassowitz des deux espèces de Messel (ce qui rappelle la démarche de Pomel à Cuise) ainsi que la forme des phalanges plus ou moins allongées et fines et plus ou moins jointes ; comme les spécimens de *gracilis* sont les trois plus petits du gisement de Messel et ceux de *crassesculpta* les trois plus grands, je pense que les différences sont à mettre sur le compte de la variation avec la croissance. Je remarque que les petits éléments du Cuisien de France (Grauves, Cuis) et même certains du Sparnacien (Mutigny) sont très ressemblants aux individus de Messel de dimension comparable. D'autre part, je pense que le lectotype de *A. parayrei* correspond à l'espèce *crassesculpta* et que le paralectotype figuré correspond à l'espèce *gracilis*, comme stade de croissance et stade d'évolution de la décoration. Ce sont toujours les petits spécimens qui ont une décoration la plus semblable à celle d'*Anosteira*, d'où la difficulté de déterminer le genre uniquement d'après ce caractère et la taille.

« *Pseudotrionyx* » *delheidi* Dollo, 1886 :

Demi-carapace dorsale postérieure et fragment hyohypoplastral avec partie antérieure du xiphiplastron d'un grand individu (500 mm de longueur de carapace ou plus). De son réexamen à l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (Bruxelles), il ressort que ;

– sa décoration vermiculaire est identique à celle des grands individus d'*Allaeochelys*. Pas de sillons d'écailles ;

– il n'y a pas assez d'éléments pour établir les rapports de mesures utiles, mais le pont était très long, l'échancrure axillaire peu profonde, le xiphiplastron relativement beaucoup plus large que celui d'*Anosteira* et égal ou supérieur en largeur à *Allaeochelys parayrei*.

Toutefois le bord médial de l'hyoplastron est long par rapport à la longueur de l'os au fond de l'encoche axillaire, contrairement à *Allaeochelys* et *Carettochelys*.

Plusieurs solutions sont possibles ; en voici quelques-unes : ou bien il s'agit d'un individu d'*Allaeochelys* adulte d'une espèce particulière du genre où la croissance au bord médial hyoplastral a fini par l'emporter sur celle de l'os à l'encoche axillaire, parallélisant *Anosteira* en ce point précis ; ou bien il s'agit d'un genre valable ; ou bien nous n'avons pas encore trouvé les caractères distinctifs des genres et espèces de Carettochelyidae. Je penche pour la première de ces solutions.

Détermination de certains spécimens précédemment attribués à *Pseudotrionyx* :

Lydekker (1889) considère, à juste titre probablement, que le genre *Pseudotrionyx* est synonyme d' « *Apholidemys* ». Il place dans l'espèce *delheidi* un certain nombre de spécimens du London Clay de Sheppey et du Bracklesham du Sussex, en Angleterre. Je n'ai pas revu ces pièces. Pour l'une d'elles, une portion de crâne figurée par Owen et Bell, 1849, Pl. XXIX, du London Clay, j'ai précédemment expliqué que je pense qu'il s'agit d'un reste de Pélomédusidé proche d'*Erymnochelys* et pouvant correspondre à *Palaeaspis*.

– *Allaeochelys casasecai* Jimenez, 1971, Lutétien de Corrales (Zamora), Espagne : espèce fondée sur des pièces disjointes. L'absence du plastron complet ou suffisamment conservé ne permet pas de la retenir actuellement. L'appartenance au genre *Allaeochelys* me semble parfaitement possible.

## B. – Relations entre *Allaeochelys*, *Anosteira* et *Carettochelys*.

Des auteurs comme Harrassowitz (1922), Siebenrock (1909), Walther (1922) et Hummel (1929) ont discuté des relations entre les espèces de Carettochelyidae et de leur origine par rapport aux Trio-

Source : MNHN, Paris

nychidae ; ils se sont demandés dans quel ordre s'étaient succédé *Carettochelys*, *Pseudotrionyx* (représentant *Allaeochelys* à plastron plus massif qu'*Anosteira*) et *Anosteira ornata*.

Il est difficilement concevable que les Carettochelyidae, bien que stratigraphiquement plus récents que les Trionychidae, en soient issus, étant donné la présence de vraies plaques périphériques et la trace d'écaillure chez certains d'entre eux. D'autre part il me semble que ces deux familles (et je l'ai déjà dit au début de l'étude de la superfamille des Trionychoidea) sont alliées à l'origine. *Anosteira*, qui a gardé des écailles dorsales, apparaît (dans la mesure où la stratigraphie est connue) postérieurement à *Allaeochelys* qui en est dépourvu sauf exception. Aux États-Unis, *Anosteira ornata* est ainsi postérieure à *?A. radulina* dont on a évoqué l'appartenance possible à *Allaeochelys*. D'après leur morphologie, l'origine des périphériques est primaire et ne correspond pas à celle, secondaire, de *Lissemys* actuel ; les écailles, facultatives et variables dans leur nombre et morphologie, paraissent primaires mais dégénérées.

Il me semble qu'*Allaeochelys* et *Anosteira* ne se sont pas forcément succédé mais peuvent être tous deux issus d'une espèce antérieure inconnue ; la gracilité du plastron d'*Anosteira* ne précède pas forcément la massivité de celui d'*Allaeochelys* et de *Carettochelys* ; ainsi, chez les Chelydridae, on verra que l'évolution va dans le sens de l'allègement du plastron aux encoches des membres.

D'autre part, il est possible que *Carettochelys* soit issu, non pas d'*Anosteira*, mais d'*Allaeochelys*. Toutefois, s'il est issu de ce dernier, cela pourrait être à partir d'une espèce asiatique ; on a vu que l'on peut se demander si l'espèce *linguanica* n'appartiendrait pas à *Allaeochelys*, plutôt qu'à *Anosteira*, et ne serait pas proche de la souche de *Carettochelys*. En tout cas, si ce dernier est issu d'*Anosteira*, il ne me semble pas que ce soit à partir d'une des espèces connues de ce genre, du type *ornata* — *manchuriana*, mais d'une espèce plus ancienne, encore inconnue peut-être.

## C. — Genres exclus de la Famille des Carettochelyidae *sensu* Romer.

Outre les genres précédents, Romer (1956) cite dans la famille les genres *? Akrochelys*, *? Hemichelys* et *Palaeochelys*.

1. — *Akrochelys neuvillei* Bergounioux, 1935. Lutétien supérieur du Blayais, Cars (Gironde). Collection MHNB : moule interne de carapace dorsale, incomplète, surbaissée. J'ai examiné le spécimen du Musée de Bordeaux et l'ai comparé avec un moule interne d'*Allaeochelys*. La nuchale a laissé une empreinte large et courte, comme chez les Trionychidae et, contrairement aux Carettochelyidae, il n'y a pas d'empreinte de processus vertébraux particuliers à cette famille et la pleurale 1 n'a pas laissé une empreinte assez longue latéralement ; les bourrelets costaux de cette pleurale ne sont pas obliques mais longitudinaux ; le contour du disque pleural est ovale-quadrangulaire et non cordiforme, et la série neurale est plus longue que chez les Carettochelyidae. La présence d'empreintes de périphériques exclut ce spécimen des Trionychidae : j'ignore à quelle famille il appartient, mais ce n'est pas un Trionychoïdé.

2. — *Hemichelys warthi* Lydekker, 1887. Eocène du Salt Range, Inde et « *Palaeochelys* » *novemcostatus* Valenciennes, 1863, Jurassique supérieur du Nord de la France (non *Palaeochelys* H. von Meyer, 1847).

Je n'ai pas observé ces spécimens dont le second a été détruit pendant la dernière guerre. Ces deux spécimens ont été abusivement placés dans cette famille malgré les observations de Hummel (1929). Si l'ornementation et l'absence d'écailles a pu amener un rapprochement de ces spécimens avec les Trionychidae, l'absence de tout autre caractère de Carettochelyidé exclut ces spécimens de la famille. On doit les considérer comme *incertae sedis*. Le second ne peut conserver le nom de genre *Palaeochelys*, préemployé. Rappelons que le Jurassique supérieur du Nord de la France a fourni plusieurs Reptiles et notamment des Tortues marines (Chelonioidea).

Actuellement, je considère que la famille des Carettochelyidae comporte seulement les genres *Anosteira*, *Allaeochelys* et *Carettochelys*. La question de la valeur de *Pseudotrionyx* n'est pas résolue, mais pour moi il doit s'agir d'un synonyme d'*Allaeochelys*.

Source : MNHN, Paris

# III. — LA FAMILLE DES CARETTOCHELYIDAE

## A. — Diagnose.

Romer (1956) donne, d'après Williams (1950a), une diagnose fondée principalement sur les caractères de l'actuel *Carettochelys* : crâne, cou, ceintures, membres, carapace. Dans la mesure où il est connu, le crâne d'*Allaeochelys gracilis* de Messel et son squelette postcrânien ne diffèrent pas essentiellement de ceux de l'espèce actuelle : chez *Carettochelys insculpta*, les orbites sont plus antérieures et de ce fait le postorbitaire est plus long, l'espace antéorbitaire plus court ; le pariétal recouvre plus largement la fosse « temporale » supérieure ; il semble que la crête supraoccipitale soit relativement un peu plus courte. On a vu que la mandibule paraît peu distincte dans les deux genres. On admet donc que les carapaces étant construites sur le même modèle (nombre de plaques, contours) et les crânes très proches, les genres appartiennent à une même famille. Déjà, il devient plus difficile d'étendre la diagnose de Romer à *Anosteira* dont seule la carapace est connue. Mais comme cette dernière se confond éventuellement avec celle d'*Allaeochelys*, l'extrapolation n'est pas audacieuse.

Je donne ci-dessous une diagnose de la carapace des Carettochelyidae, dont certains points ont déjà été donnés par Walther (1922, p. 692 et 695).

Carapace entièrement décorée de granulations et de bourrelets plus ou moins vermiculés, rayonnant à partir de plusieurs centres, et plus ou moins saillants. Écailles dorsales éventuellement présentes, réduites. Carapace dorsale ovale, voûtée et carénée sagittalement, à bordure périphérique élargie postérieurement ; nuchale plus large que longue, voûtée antérieurement, portant ventralement deux processus pour la réception du dos des zygapophyses postérieures de la huitième cervicale ; six à sept neurales, la première éventuellement double (préneurale), les suivantes éventuellement réduites postérieurement ; disque pleural cordiforme, les pleurales des dernières paires jointives sagittalement ; une suprapygale et une pygale, dix paires de périphériques à bord externe non denté.

Plastron lié fermement à la carapace dorsale par de courtes apophyses des processus qui s'étendent de la 3e ou 4e périphérique à la 7e, l'étendue de la liaison allant de pair avec l'importance du pont et du plastron ; lobe antérieur trapézoïdal arrondi, mobile à l'arrière des deux épiplastrons et de l'entoplastron triangulaire ; un centre de radiation de la décoration sur chacun des neuf éléments plastraux.

## B. — Subdivisions de la famille.

Sans entrer dans le détail de l'historique de la taxonomie des Carettochelyidae, je dirai simplement que deux positions ont été envisagées dans le passé pour la subdivision des Carettochelyidae en deux familles ou sous-familles :

1. — Séparation des représentants fossiles et de l'actuel *Carettochelys* :

Pseudotrionychidae Boulenger, 1888, Anosteiridae Hay, 1902 ou Anosteirinae Lydekker, 1889 pour les premiers ; Carettochelyidae ou Carettochelyinae pour le dernier.

Romer (1956) a opté pour la séparation au niveau de la sous-famille :

Carettochelyinae : pas d'écailles sur la carapace, atlas fusionné à l'odontoïde.

Anosteirinae : écailles réduites, atlas non fusionné à l'odontoïde.

Cette classification est tirée de Williams, 1950a qui spécifiait pour les Anosteirinae : écailles réduites, *parfois* absentes. Étant donné que seul *Anosteira* présente constamment des écailles réduites chez les « Anosteirinae », que le jeune *Carettochelys* en présente également (Zangerl, 1959) et que seul un *Allaeochelys* de Messel est connu par l'atlas odontoïde, cette séparation des deux sous-familles est insuffisamment fondée.

Source : MNHN, Paris

2. — SÉPARATION DES REPRÉSENTANTS ACTUELS OU FOSSILES d'après la présence ou l'absence d'écailles et de périphériques : c'est la position de Bergounioux, 1952b, diagnose modifiée en 1955 et 1957a.

1957a : *Allaeochélinés :* éléments marginaux [plaques périphériques] pouvant aller jusqu'à une bande continue mais pas de traces d'écussons. Genres *Allaeochelys* et *Carettochelys*.

*Anostérinés :* genres où apparaissent les pseudo-écussons. Genres *Akrochelys*, *Anostira* (sic), *Trachyaspis*.

Dans l'esprit de Bergounioux (cf. 1952b), *Allaeochelys* (synonymes *Pseudotrionyx*, *Castresia*, *?Apholidemys*) n'avait que parfois une bordure complète de périphériques, ce qui est inexact : les plaques sont parfois perdues *postmortem*, mais elles étaient toujours présentes dans ce genre *in vivo*. D'autre part on a vu qu' « *Akrochelys* » est indéterminable. *Trachyaspis*, genre mal défini et compréhensif probablement, est pour moi *incertae sedis* ; l'espèce *turbulensis* Bergounioux, 1957, Aptien de Teruel, Espagne, n'est pas valable, étant fondée non pas sur une portion centrale de carapace avec plastron, mais sur trois périphériques et un fragment d'une quatrième (vue ventrale, Pl. XLI de l'auteur ; vue dorsale, Pl. XLII). La décoration de ce fragment n'est pas d'un Carettochélyidé. J'ai observé ce fragment conservé à l'Institut Catholique de Toulouse et ne peux le déterminer actuellement. « *Anostira* » comporte, dans l'esprit de l'auteur, également les restes de Carettochelyidae d'Angleterre (que je pense attribuables à *Allaeochelys*), de sorte que pour Bergounioux la présence d'écussons n'est pas obligatoire dans ce genre.

De cette classification, on peut retenir uniquement le rapprochement d'*Allaeochelys* et de *Carettochelys* par opposition à *Anosteira* : tout dépend sur quels caractères on se base ; il est certain que la carapace des deux premiers est plus voisine que de celle du troisième par les proportions ; mais on ignore beaucoup de points très importants, du crâne notamment, chez les fossiles. Pour moi, il n'y a pas de diagnose valable de deux sous-familles actuellement.

## IV. — CONCLUSION

a) Pour le moment, les genres fossiles *Anosteira* et *Allaeochelys* sont insuffisamment définis et distingués l'un par rapport à l'autre et par rapport à l'actuel *Carettochelys*. Les espèces fossiles ne sont pas non plus bien définies. Si l'on admet la séparation des trois genres acceptés ici, au moins provisoirement :

— *Anosteira* est apparu à une période imprécise en Asie et en Amérique du Nord ; il n'est daté avec certitude qu'à l'Eocène moyen (Bridger B) des États-Unis. Il s'est exclusivement ou mieux implanté dans ces deux continents qu'en Europe où sa présence n'est pas encore reconnue de façon convaincante.

— *Allaeochelys* est apparu en Europe au Sparnacien. Il est connu en France, Angleterre, Allemagne, Espagne et, peut-être, Belgique (« *Pseudotrionyx* »). Le dernier représentant est bartonien. Il s'est bien développé en Europe occidentale par opposition à *Anosteira* qui n'y est peut-être jamais venu.

— *Carettochelys* est apparu vers la fin du Tertiaire (Miocène supérieur imprécis) en Nouvelle-Guinée où il existe exclusivement à l'heure actuelle. Il semble issu d'une forme morphologiquement plus proche d'*Allaeochelys* que d'*Anosteira*.

b) Aucun Carettochelyidé n'a été découvert à ce jour en Amérique du Sud, Afrique et Inde. On peut actuellement supposer que la famille est d'origine typiquement laurasiatique.

c) *Carettochelys* a probablement sa souche dans une espèce asiatique qui a pu pénétrer en Nouvelle-Guinée au Miocène, lors du rapprochement de cette île et de l'Insulinde, rapprochement consécutif à la dérive de la plate-forme Australie-Nouvelle-Guinée. On peut comparer cette pénétration à celle des Rongeurs (Simpson, 1961) ; celle-ci s'est effectuée par étapes à partir du Miocène, et les Rongeurs sont passés de l'Insulinde en Nouvelle-Guinée puis en Australie ; il a dû en être de même pour *Carettochelys*, récemment signalé sur la côte australienne. A vrai dire on ne sait pas encore à quel

Source : MNHN, Paris

moment du Miocène un Carettochélyidé est entré en Nouvelle-Guinée, pas plus qu'on ne sait s'il s'agissait déjà d'un *Carettochelys* différencié des formes laurasiatiques. *Carettochelys* est une tortue mieux adaptée à la nage qu'*Allaeochelys* (Harrassowitz, 1922) par le développement de ses palettes natatoires notamment. Mais il a renforcé ses possibilité de défense passive en tant que Tortue-boîte par rapport à *Anosteira* (et même à *Allaeochelys*), par le développement de son plastron (lobes, pont).

d) L'hypothèse de la filiation *Anosteira-Allaeochelys* (ou *Pseudotrionyx*)-*Carettochelys*, fondée sur l'alourdissement progressif du plastron, apparemment confirmée par la présence constante d'écailles chez le premier seulement, est en opposition avec l'évolution par allègement du plastron que l'on rencontre chez les Chelydridae; le développement du plastron ne paraît pas être secondaire chez *Carettochelys*, contrairement à certains Kinosternidae. En outre, cette hypothèse n'est pas confirmée, jusqu'à présent, par l'ordre d'apparition stratigraphique des genres fossiles.

e) Enfin, les Carettochelyidae ne peuvent pas être issus des Trionychidae. Ces deux familles sont issues du même stock originel et ont des relations privilégiées parmi les Cryptodires, d'où leur classification dans une Super-Famille des Trionychoidea.

## Superfamille TESTUDINOIDEA Baur, 1893.

— Chapitre I : famille EMYDIDAE, p. 235.
— Chapitre II : famille TESTUDINIDAE, p. 240.
— Chapitre III : famille CHELYDRIDAE, p. 248.

## INTRODUCTION

Les représentants actuels de la superfamille peuvent être répartis en six familles :

— Dermatemydidae[1].
— Kinosternidae[1] .... Kinosterninae, Staurotypinae } Chelydridae *in* Romer, 1956
— Chelydridae.
— Platysternidae[2] .....
— Emydidae .....
— Testudinidae..... } Testudinidae *in* Romer, 1956

Au Tertiaire français, seules sont représentées les familles des Emydidae, Testudinidae et Chelydridae :

— Les deux premières ont de nombreux représentants fossiles et actuels; leur étude complète fera l'objet d'un mémoire ultérieur, toutefois les genres présents en France au Tertiaire sont brièvement présentés ici. On se reportera au catalogue des localités (précédant l'étude anatomique) où la liste faunique est donnée par gisement, ainsi qu'au tableau de répartition stratigraphique des localités (donné dans les conclusions générales) afin de voir la répartition comparée des Emydidae et Testudinidae dans les gisements.

On considère (voir notamment Loveridge et Williams, 1957) que les Testudinidae sont issus d'une forme émydidée primitive encore inconnue. Les Chelydridae sont plus primitifs, particulièrement proches des Dermatemydidae, eux-mêmes alliés à l'origine avec les Trionydroidea par une souche commune.

1. Ces deux familles sont placées par Gaffney (1975 a) dans les Trionychoidea.
2. Seul genre actuel : *Platysternon*, chélydridé pour Gaffney (1975 c); voir aussi Mac Dowell, 1964, p. 241.

Source : MNHN, Paris

— Les Chelydridae sont peu nombreux et ne comportent qu'un seul genre fossile en Eurasie, *Chelydropsis* ; son étude sur le matériel français est détaillée après la présentation des Emydidae et Testudinidae. On considère parfois que les Chelydridae doivent être réunis soit aux Kinosternidae (voir Romer, 1956), soit aux Platysternidae[1], lesquels ne comportent que deux genres : *Platysternon* Gray, 1831 et *Planiplastron* Čkhikvadze, 1971 b.

## CHAPITRE 1

## FAMILLE EMYDIDAE Gray, 1825

Emydinae Siebenrock, 1909 — Définition *in* Loveridge et Williams, 1957, p. 183.

INTRODUCTION :

Les spécimens du Tertiaire de France ont été attribués provisoirement à quatre genres : + *Palaeochelys*, *Mauremys*, + *Ptychogaster* et + *Clemmydopsis*. Le genre *Emys* n'apparaît qu'au Quaternaire d'Europe où il persiste toujours. Selon la classification de Mac Dowell, 1964 les quatre premiers font partie de la sous-famille des Batagurinae, « complexe *Geoemyda* », et *Emys* fait partie du « complexe *Emys* », sous-famille Emydinae. Je ne discuterai pas cette classification qui ne me paraît pas satisfaisante d'après l'examen des seules carapaces. *Palaeochelys* n'est pas connu par le crâne ; par sa carapace il est proche de *Mauremys* et plus primitif. *Ptychogaster* et *Clemmydopsis* sont tous deux apparentés au genre actuel *Geoemyda* s. l., mais le crâne de *Ptychogaster* est proche de celui de *Mauremys*.

Les Emydidae apparaissent dans le Monde à l'Eocène inférieur de Laurasie : Asie, Amérique du Nord (Wasatch) et Europe (Sparnacien de France et d'Angleterre). Cette famille comporte de nombreux genres actuels ; elle est particulièrement bien implantée en Amérique du Nord et en Inde-Asie, régions où les Pelomedusidae sont absents. En Amérique du Sud les deux familles coexistent, tandis qu'en Afrique les Emydidae sont présents au Nord du Sahara (*Mauremys*, *Emys*), les Pelomedusidae étant abondants au Sud du Sahara (*Pelusios*, *Pelomedusa*).

### GENRE *PALAEOCHELYS* H. v. Meyer, 1847 a

*Espèce-type : P. bussenensis*, Miocène inférieur de Bussen bei Ulm, Württemberg (Allemagne).
Holotype : BM R.1012, carapace dorsale.

*Autres spécimens* du Miocène inférieur d'Allemagne, auxquels ont été appliqués des noms considérés ici comme probablement synonymes de l'espèce-type :

Localité : Haslach bei Ulm : ·

1) *Emys (Clemmys ?) protogaea* H. v. Meyer, 1852 = *Ocadia protogaea* (H. v. Meyer) *in* Reinach, 1900.
2) *Palaeochelys haslachensis* H. v. Meyer, 1851 (*nomen nudum*) = *Ocadia protogaea* (H. v. Meyer, 1852) var. *hasslachiana* Reinach, 1900.

*Autres spécimens* du Miocène inférieur du Württemberg appartenant au groupe *P. bussenensis* et provenant de Hessler bei Mosbach :

1) *Promalacoclemmys boulengeri* Reinach, 1900 ;
2) *Ocadia hessleriana* Reinach, 1900.

1. Voir 2, p. 234.

Source : MNHN, Paris

DÉFINITION.

L'observation de l'holotype et les indications et figures de Reinach, 1900 (Pl. XXX-XXXVI et XLIII) amènent la définition suivante du genre (voir aussi Ckhikvadze, 1973 b) :

Neurales (n) 2 à 8 hexagonales à petits côtés latéroantérieurs, sauf sur l'holotype où les n. 4 et 6 sont quadrangulaires et les n. 3 et 5 octogonales (variation également occasionnelle chez *Mauremys*). Vertébrale 1 large, s'étendant jusqu'aux coins latéropostérieurs de la nuchale, au-delà desquels l'écaille s'étend éventuellement. Vertébrale 5 empiétant ou non postérieurement sur la pygale. Plastron fermement lié par suture à la carapace dorsale par l'intermédiaire des contreforts, axillaires et inguinaux, lesquels sont moyennement développés jusque, respectivement, sous les pleurales 1 et 5. Région gulaire du plastron large et peu saillante, non resserrée au sillon gularopectoral, à coins aigus légèrement recourbés dorsalement. Gulaires larges et courtes ne mordant pas ou à peine sur l'entoplastron. Bourrelet gulaire dorsal court, concave et renflé seulement latéralement près du sillon gularopectoral. Entoplastron grossièrement losangique, non traversé, ou tout à fait à l'arrière, par le sillon huméropectoral. Encoche anale large et peu incurvée.

Le genre est endémique en Europe.

*Répartition :* Sparnacien-Aquitanien.

Extension orientale jusqu'en Géorgie à l'Oligocène.

GÉNÉRALITÉS :

J'ai provisoirement rapporté à ce genre un certain nombre de spécimens européens : après révision du matériel européen, il sera peut-être nécessaire de subdiviser le genre. Des variations se présentent, certaines correspondant à une évolution de la morphologie de la carapace au cours de l'Eocène-Oligocène, d'autres sont individuelles.

Variations : — La Vertébrale 1 est étroite à l'Eocène inférieur et ne recouvre pas toute la nuchale latéralement ; par la suite elle s'étend, comme dans le groupe *bussenensis*, au-delà de la nuchale. Une semblable évolution se produit chez *Mauremys*, la Vertébrale 1 étant cependant déjà étendue jusqu'aux coins latéraux de la plaque dès les premiers représentants du genre.

— La Vertébrale 5 chevauche soit une partie de la suprapygale 2, soit toute cette plaque et éventuellement la partie antérieure de la pygale.

— Une à trois carènes dorsales sont présentes ou non, fréquentes chez les petits spécimens, comme chez *Mauremys*.

— Le sillon huméropectoral contourne ou traverse la partie postérieure de l'entoplastron, ou bien passe nettement en arrière. Sa position plus ou moins reculée pourrait être représentative des lignées d'espèces, mais elle varie aussi individuellement.

— L'encoche anale peut éventuellement être étrécie et à bord courbe.

— Les bords du lobe postérieur peuvent être plus ou moins arrondis et resserrés aux écailles Anales.

Il est encore difficile de distinguer des espèces.

EN FRANCE :

J'ai figuré un certain nombre de spécimens rapportés à ce genre et provenant des localités ou horizons suivants :

— Sables à Unios et Térédines, Bassin Parisien, Cuisien ; Pl. XVII et Pl. XVIII fig. 5-6, 11-12 : une ou deux espèces indéterminées.

— Palette, Provence, Cuisien ; Pl. XX fig. 4 : *Palaeochelys corroyi* (Bergounioux, 1933 b).

Les spécimens précédents appartiennent à des espèces comparables à « *Emys bicarinata* » Owen et Bell, 1849 (BM n° 39450 et R. 4102) et « *Emys testudiniformis* » Owen, 1842 (BM n° 39767), du London Clay anglais.

Source : MNHN, Paris

– Ancely-la-Livinière (Hérault), Lutétien supérieur, Fig. 74, et Egalayes (Drôme), Lutétien supérieur, Fig. 75, et Pl. XX fig. 1-2 ; Robiac (Gard), Bartonien, Pl. XVIII fig. 7 à 10.

Les spécimens précédents sont apparentés à *P. germanica* (Hummel, 1935), Lutétien du Geiseltal (Allemagne).

– La Débruge (Vaucluse), Ludien inférieur, Fig. 78 et Pl. XIX (*Clemmys vidali* Bergounioux, 1932b *ex parte* et *Ocadia oweni* Lydekker, 1889, BM n° 26651, coll. Bravard).

Ces spécimens appartiennent probablement à l'espèce *oweni* du Hordwell anglais (BM n° 36811 et 30410b).

– Gypse de Montmartre et Marnes blanches supragypseuses : *P. parisiensis* (Gray, 1831), Fig. 77, Pl. XX fig. 3 et XXI fig. 5, espèce apparentée mais distincte d' « *Emys* » *crassus* Owen et Bell, 1849, Hordwell (BM n° 32349 et 381102, Owen et Bell, 1849, Pl. XXIV fig. 5).

– Marseille-Saint-Henri, Fig. 76, 81 et Pl. XVIII fig. 1 et 4 : *P. laurenti* (Bergounioux, 1934b), espèce également présente à Cournon, Pl. XVIII fig. 2-2bis, Stampien supérieur.

– Manosque : *P. manuascensis* (Bergounioux, 1934b), Fig. 82a et Pl. XVIII fig. 3 et Volx-Bois d'Assot : *P. lachati* (Sauvage, 1873), Fig. 82b ; les deux localités sont de niveaux imprécis de l'Oligocène (Stampien supérieur ?).

– Armissan, Aquitanien inférieur ?, *P. astrei* (Bergounioux, 1935), Fig. 80 : probablement du groupe *bussenensis*, comme les « espèces » du Miocène inférieur de Suisse (lignites et molasse d'eau douce), créées par Pictet et Humbert, 1856 : *Emys laharpi* (*non* Portis, 1882) = *E. charpentieri*, et par Portis, 1882 : *Emys tuberculata* = *E. lignitarum* = *E. renevieri* = *E. sulcata* ; = *Pleurosternum miocaenum* ?

On comparera aussi les espèces du Stampien inférieur (Samnoisien et Stampien inférieur s. s.) de France et d'Angleterre à *Palaeochelys vallisneriï* (Bergounioux, 1954) du Stampien inférieur de Monteviale (Italie) représentée Fig. 79, et à *P. iberica* (Bergounioux, 1958) de l'Oligocène inférieur de Tárrega (Espagne).

## GENRE *MAUREMYS* Gray, 1869b

*Espèce-type : Emys fuliginosus* Gray, 1860 = *Emys leprosa* Schweigger, 1812 = *Mauremys caspica leprosa* (Schweigger, 1812), sous-espèce de *M. caspica* (Gmelin, 1774). Définition de la sous-espèce *in* Loveridge et Williams, 1957, p. 192.

Longtemps réuni au genre *Clemmys* Ritgen, 1828 (espèce-type *Testudo guttata* Schneider, 1792), le genre *Mauremys* a été redéfini par MacDowell, 1964, p. 268. Le nom de *Clemmys* est désormais réservé aux espèces nord-américaines ; *Clemmys* appartient au complexe *Emys* de MacDowell, et *Mauremys* au complexe *Ceoemyda*.

*Répartition en Europe :* Stampien supérieur-Actuel (en France seulement jusqu'à la fin du Pliocène).

Présent également en Asie à partir d'une époque indéterminée et jusqu'à l'heure actuelle, en Afrique du Nord du Pleistocène (?) à l'Actuel.

GÉNÉRALITÉS :

La carapace de *Mauremys* ressemble à celle de *Palaeochelys*. La Vertébrale 1 suit la même évolution que chez ce dernier genre, en s'élargissant à l'avant (voir Fig. 83 à 85).

Mais la Vertébrale 5 ne recouvre pas toute la suprapygale 2 à l'arrière et ne s'étend pas jusqu'à la pygale.

*Mauremys* diffère de *Palaeochelys* par le plastron principalement : le lobe antérieur est resserré au sillon gularopectoral, de sorte que la région gulaire est plus saillante ; les gulaires sont relativement étroites et longues, s'étalant toujours sur l'entoplastron (sur le quart ou le tiers de la longueur de ce dernier) ; le bord antérieur a souvent une légère encoche médiane. Le sillon huméropectoral traverse

Source : MNHN, Paris

toujours l'entoplastron. Le lobe postérieur, à bords arrondis, est plus étréci postérieurement que chez *Palaeochelys* et souvent resserré au sillon fémoroanal; l'encoche anale est généralement plus étroite et plus profonde et son bord est plus courbe.

Comme chez *Palaeochelys*, la présence de carènes dorsales est fréquente et l'irrégularité des neurales 2 à 8 est occasionnelle, la forme de base étant hexagonale à petits côtés latéroantérieurs. Chez les deux genres, la Cervicale est relativement moins grande que chez *Ptychogaster* et *Clemmydopsis*.

EN FRANCE :

J'ai figuré trois représentants fossiles du genre en France :

— *Mauremys massiliensis* (Bergounioux, 1936 a) (*Broilia massiliensis, ex parte*), du Stampien supérieur de Marseille-Saint-Henri, Fig. 83 et 86, et Pl. XX fig. 5.

— *Mauremys pygalopha* (Peters, 1868), du Burdigalien moyen d'Artenay, Fig. 84 et 87, et Pl. XXI fig. 1-4. L'espèce a été créée sur des spécimens provenant de Wies-Eibiswald de l'Helvétien inférieur du Steiermark (Autriche).

— *Mauremys gaudryi* (Depéret, 1885), du Pliocène de Perpignan, Fig. 85 et 88 (= *Clemmys romani* Bergounioux, 1935 et *Paralichelys carinata* Bergounioux, 1935). Il est difficile de distinguer cette espèce de celles du Pliocène d'Italie, telles *M. portisii* (Sacco, 1889) et *M. etrusca* (Portis, 1890), ces trois espèces étant peut-être synonymes et très proches de l'actuelle *M. caspica leprosa*, voir Fig. 47.

## GENRE *PTYCHOGASTER* Pomel, 1847 b

*Espèce-type : P. emydoides* Pomel, 1847 b.

*Localité et horizon stratigraphique :* Saint-Cérand-le-Puy, Aquitanien.

DÉFINITION DU GENRE : voir Pomel, 1847 b et 1853.

Redéfinition (qui sera complétée ultérieurement par l'étude du crâne) :

Grande écaille Cervicale; Vertébrale 1 n'atteignant jamais latéralement les coins de la nuchale; neurales 2 à 8 typiquement différenciées : octogonales, quadrangulaires et hexagonales à petits côtés latéroantérieurs ou latéropostérieurs; Vertébrale 5 recouvrant toujours le bord antérieur de la pygale. Contreforts axillaires très fortement développés; contreforts inguinaux réduits, la moitié postérieure du plastron étant mobile : un ligament s'intercale entre les hypoplastrons et les périphériques correspondantes (moitié arrière de la périphérique 6 et périphérique 7) et entre les hypoplastrons et les hyoplastrons. Lobes du plastron à contour arrondi, avec encoche au sillon gularopectoral et souvent au sillon fémoral; bourrelet gulaire large et saillant, à coins aigus, dorsalement concave et très long, épais au milieu et encore plus sur les côtés; gulaires larges et courtes, recouvrant à peine l'entoplastron. Entoplastron pyriforme plus large dorsalement que ventralement dans sa moitié postérieure; sillon humépectoral traversant l'entoplastron dans sa moitié postérieure; encoche anale petite.

— Le genre est endémique en Europe.

*Répartition :* Ludien supérieur-Pliocène (en France jusqu'au Turolien compris).

*Ptychogaster* est issu d'une forme telle que *Geiselemys* Khosatzky et Mlynarski, 1966, espèce-type *Geoemyda ptychogastroides* Hummel, 1935, du Lutétien du Geiseltal (Allemagne). En Amérique du Nord, un genre voisin est *Echmatemys* Hay, 1906, espèce-type *Emys septaria* Cope, 1873, Bridger, Wyoming.

*Ptychogaster* est très abondant en Europe occidentale. Il est d'abord connu en Alsace par *Pt. laurae* (Förster et Becker, 1888) au Ludien supérieur, puis en Alsace encore (voir de Broin, 1970) et en Belgique (Boutersem-Hoogbutsel, Fig. 94 et Pl. XXII fig. 1), au « Sannoisien » (Stampien inférieur).

Le genre s'épanouit au Stampien supérieur et à l'Aquitanien : les variations morphologiques sont alors nombreuses (voir Fig. 89 notamment) et les espèces indiscernables actuellement. Tous les spécimens de cette période ont été attribués provisoirement à *P. emydoides*.

Source : MNHN, Paris

EN FRANCE :

J'ai représenté quelques spéciments provenant des niveaux suivants :

— Stampien supérieur de Coderet (Pl. XXII fig. 2, XXIII fig. 20-27).
— Stampien supérieur du Bassin d'Aquitaine et Auvergne (Fig. 89 a, 90, 91, 93, 95 et 97).
— Aquitanien de Saint-Gérand-le-Puy (Fig. 89 b-e, 92, 96 + 98 et Pl. XXII fig. 3-4, Pl. XXIII fig. 5-8) ; le matériel de cette localité ou groupe de localités est très abondant et le crâne est exceptionnellement conservé ainsi que la mandibule, enfin les os des membres et ceintures.
→ Aquitanien supérieur de Laugnac (Pl. XXII fig. 5).

À partir du Burdigalien, on voit apparaître une nouvelle forme de bourrelet épiplastral gulaire : celui-ci devient très large, à coins aigus ; dorsalement, il surplombe plus fortement l'épiplastron à l'arrière dans la partie médiane (voir Fig. 100 et Pl. XXII fig. 12). J'ai figuré quelques spécimens provenant du Burdigalien inférieur de Chilleurs-aux-Bois (Orléanais) et des Faluns savigéens d'Anjou (Pl. XXII fig. 6-7 et fig. 8-10) montrant l'épaississement du bourrelet ; c'est à l'Helvétien inférieur que l'on peut considérer qu'un nouveau sous-genre est caractérisé : *Temnoclemmys* (Bergounioux, 1957 b) représenté à Pontlevoy (Pl. XXII fig. 11-12), Sansan (Fig. 99 et Pl. XXIII fig. 9-14), puis à la Grive-Saint-Alban : *Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri* (Bergounioux, 1931 b), Fig. 100 et Pl. XXIII fig. 1-4. Cette nouvelle forme de *Ptychogaster* se maintient en Europe jusqu'au Pliocène compris.

## GENRE *CLEMMYDOPSIS* Boda, 1927

*Espèce-type : Clemmydopsis soproncnsis* Boda, 1927.

*Horizon stratigraphique et localité :* Pannonien inférieur (?) de Sopron, Hongrie.

DÉFINITION DU GENRE : Williams, 1954 f.

La caractéristique du genre est la fusion des écailles Costales 1 et 2 avec les Vertébrales 1 à 3.

On peut observer en outre les caractères suivants :

La Cervicale est grande, comme chez *Ptychogaster*, plus que chez *Palaeochelys* et *Mauremys*. La Vertébrale 5 ne recouvre pas toute la suprapygale 2. Les contreforts axillaires sont faibles ; les inguinaux encore plus, la moitié postérieure du plastron étant partiellement mobile grâce à un ligament intercalé entre les hypoplastrons et les périphériques 6 et 7, comme chez certaines espèces actuelles de *Geoemyda* et de *Clemmys (Cl. guttata)*.

Le lobe antérieur est arrondi avec un bourrelet gulaire peu saillant ; sur la face dorsale, il est concave, long et épaissi seulement latéralement. L'entoplastron est pyriforme et plus large dorsalement que ventralement. Les Gulaires sont larges et longues et empiètent sur l'entoplastron. Le sillon huméropectoral traverse l'entoplastron entre les 2/3 et les 3/4 de la longueur de ce dernier. L'encoche anale est relativement étroite et à bords rectilignes, les pointes xiphiplastrales sont plutôt aiguës. Les bords latéraux du lobe postérieur sont arrondis puis resserrés au sillon fémoroanal et rectilignes jusqu'à l'encoche anale.

— Le genre est endémique en Europe.

*Répartition :* Helvétien inférieur-Pliocène (en France à l'Helvétien inférieur de Sansan seulement).

EN FRANCE :

C'est à l'espèce *Clemmydopsis turnauensis* (H. v. Meyer, 1847 b) du Sarmatien de turnau, Steiermark (Autriche) que j'ai rapporté le matériel de Sansan, en attendant la révision des espèces. Les Caractères spécifiques consistent en différences de proportions des lobes plastraux, de l'entoplastron, des écailles de la carapace dorsale et en différence de formes des neurales. D'après l'abondant matériel de Sansan, il y a plusieurs variations individuelles dans la morphologie des lobes plastraux. Quelques spécimens sont représentés Fig. 101 et Pl. XXIII fig. 15-19, et Pl. XXIV. Il est possible que l'espèce de Sansan soit nouvelle.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE 2

## FAMILLE TESTUDINIDAE Gray, 1825

Testudininae Siebenrock, 1909. Définition *in* Loveridge et Williams, 1957, p. 209.

INTRODUCTION :

Plusieurs genres de cette famille de Tortues terrestres sont encore mal définis. Tous les spécimens de France sauf un, *Dithyrosternon*, présenté à la fin du chapitre et dont l'appartenance à la famille n'est pas sûre, appartiennent au genre *Testudo* Linné, 1758, dans son ancienne acception. Le genre a été divisé à maintes reprises. En fait, à partir d'un type primitif, plusieurs genres se sont différenciés. Deux divisions de *Testudo* s. l. nous intéressent ici. On les reconnaît notamment à la morphologie de la région pygale de la carapace dorsale (Loveridge et Williams, 1957) :

1) *Geochelone* Fitzinger, 1835, espèce-type *Testudo stellata* Schweigger, 1795 = *T. elegans* Schoeppf, 1795, actuelle en Inde. *Geochelone* a conservé le type morphologique primitif de suprapygales : la première embrasse la seconde, laquelle est traversée par le sillon postérieur de la Vertébrale 5. Les espèces atteignent de grandes tailles, jusqu'à plus de 1,50 m de longueur de carapace.

2) *Testudo* Linné, 1758, espèce-type *T. graeca* L., 1758, actuelle sur le pourtour méditerranéen. La suprapygale 2 a tendance à s'étaler en largeur aux dépens de la première, jusqu'à devenir plus grande que celle-ci, la séparation entre les deux plaques se faisant transversale. La Vertébrale 5 s'étend jusqu'au bord antérieur de la pygale ou du moins jusqu'à la suture antérieure de la pygale. Les espèces ne dépassent pas 40 cm de longueur de carapace.

Les espèces de France peuvent être rattachées à des subdivisions de l'un ou l'autre genre, lesquelles ne sont pas encore clairement définies. En cas d'indétermination, je parle soit de Géochélonine soit de Testudinine (voir catalogue des gisements et légende de la figuration du matériel). Plusieurs auteurs se sont intéressés aux subdivisions de *Testudo* s. l., particulièrement Williams (1950 b, 1952 b, 1953 b et 1957, avec Loveridge). Depuis, Mlynarski, 1966, Auffenberg (notamment, 1974) et Čkhikvadze (1970 a-c, 1971 c, 1972, 1973 a) ont suivi Williams avec des interprétations diverses et la définition de nouvelles subdivisions.

Les Testudinidae sont connus à partir de l'Yprésien : Wasatch en Amérique du Nord, Cuisien en France ; en Asie ils sont connus à partir de l'Eocène moyen du Kazakhstan oriental ; en Afrique à partir de l'Eocène supérieur du Fayum (Égypte). Dès l'Eocène, certains caractères de la carapace évoluent parallèlement dans les différents continents : Amérique, Europe, Afrique et Asie. Notons que les crânes fossiles étant rares, on ne s'appuie pas ici sur la morphologie de cet élément du squelette pour la distinction des genres fossiles.

Le type de Testudinidé primitif constitue le genre *Hadrianus*, qui s'est diversifié dans les différentes contrées pour donner tous les autres genres.

### GENRE *HADRIANUS* Cope, 1878

*Espèce-type : Testudo corsoni* Leidy, 1871.

*Horizon et localité :* Bridger (Eocène moyen), Crizzly Buttes, Wyoming.

Une espèce plus ancienne nord-américaine, moins bien connue, est *H. majusculus* Hay, 1904, Wasatch, New Mexico.

Source : MNHN, Paris

ÉLÉMENTS CARACTÉRISTIQUES DU GENRE (d'après les observations et figures de Hay, 1908).

Écaille cervicale plus longue que large et grande sur la nuchale. Neuf neurales (n) : n1 et n2 hexagonales à petits côtés latéropostérieurs ; n3 quadrangulaire, n4-n8 hexagonales à petits côtés latéro-antérieurs (caractère primitif également émydien), n9 quadrangulaire ou comme n4-8. Les pleurales et neurales 1 à 4 sont grandes par rapport aux suivantes. La suprapygale 1 embrasse la suprapygale 2, petite, grossièrement ovale et disposée en largeur ; la Vertébrale 5 s'étend jusqu'à l'arrière de la suprapygale 2 et son sillon postérieur coïncide avec la suture antérieure de la pygale chez l'espèce-type ; mais chez les espèces européennes, le sillon postérieur de la Vertébrale 5 traverse la suprapygale 2 à peu près au milieu de cette dernière, comme chez tous les « Géochéloninés » : chez l'espèce *majusculus*, plus ancienne que l'espèce-type, ce caractère n'est pas connu. Les Costales (au moins la Costale 1) chevauchent les périphériques (la périphérique 1 seulement chez *H. corsoni*), de sorte que les sillons costomarginaux ne coïncident pas avec les sutures pleurales périphériques (caractère primitif). Chez les Emydidae, il est très rare que cette coïncidence se produise, alors qu'elle sera la règle chez tous les Testudinidae plus évolués, sauf *Dithyrosternon*. Deux écailles Marginales 12 (supracaudales) distinctes.

Proéminence gulaire des épiplastrons forte ; la surface dorsale du long bourrelet épiplastral est concave, son bord antérieur libre est aminci et son bord postérieur est faiblement élevé en avant de la surface dorsale de l'entoplastron, la symphyse épiplastrale étant longue entre ce dernier et le bourrelet. Le sillon huméropectoral touche l'entoplastron et même le traverse, chez les espèces plus anciennes que *corsoni*.

*Répartition du genre :* Amérique du Nord, Europe, Asie, Nord de l'Afrique ; Eocène.

— Asie : *H. obailiensis* Čkhikvadze, 1970 d, Eocène moyen du Kazakhstan et *H. ulanensis* (Gilmore, 1931). Eocène supérieur de Mongolie.

— Afrique : *H. ammon* (Andrews, 1903), Eocène supérieur du Fayum (Égypte).

— Europe : *H. eocaenicus* (Hummel, 1935), Lutétien du Geiseltal.

— France : du Cuisien (peut-être déjà présent antérieurement) au Bartonien s. s. compris :

EN FRANCE :

1 — Cuisien du Bassin Parisien, Sables à Unios et Térédines :

*Hadrianus* sp., proche de *H. majusculus* et de *H. eocaenicus*. Fig. 102, Pl. XXV et XXVI fig. 5-6.

Le bourrelet épiplastral dorsal est peu élevé par rapport à la surface dorsale de l'entoplastron, mais la symphyse épiplastrale est épaisse, saillante ventralement : les Intergulaires y sont en partie séparées des Gulaires. Le sillon huméropectoral recoupe ou non l'entoplastron.

2 — Bartonien du Castrais (Bassin d'Aquitaine) :

*Hadrianus castrensis* (Bergounioux, 1935). Fig. 104 et Pl. XXVI fig. 4.

On notera que la suprapygale 2 est traversée par le sillon postérieur de la Vertébrale 5 (Géochélonine).

3 — Bartonien de Robiac (Gard) :

*Hadrianus* sp., Pl. XXVI fig. 7-8.

ÉVOLUTION :

Très vite, l'isolement des régions du Monde à l'Eocène fait qu'*Hadrianus* se diversifie. À partir de l'Eocène moyen et plus ou moins rapidement suivant les lignées de diversification et suivant les régions, certains caractères de la carapace évoluent :

1. — Trois caractères de la carapace dorsale vont partout évoluer de la même façon :

a) Neurales (n) : huit seront présentes ; n1 à n5 alternativement quadrangulaires et octogonales, n6 à n8 restant hexagonales à petits côtés latéroantérieurs.

Source : MNHN, Paris

b) Les sillons costomarginaux vont coïncider avec les sutures pleurales-périphériques, même à l'avant.

c) Le sillon huméropectoral ne coupera plus l'entoplastron. Toutefois dans le groupe *Testudo*, il se rapprochera de l'entoplastron au Miocène supérieur en s'avançant latéralement pour l'encadrer de plus près, et le recoupera un peu (*T. hermanni*) ou même largement chez l'espèce actuelle *T. (Agrionemys) horsfieldii*.

2. — Trois caractères vont se présenter dans plusieurs lignées du Monde :

a) (carapace dorsale) : régression de la Cervicale.

b) (carapace dorsale) : fusion des Marginales 12, dorsale d'abord puis ventrale. Toutefois une amorce de division se produit parfois chez des espèces du Pliocène (*Testudo pyrenaica*) et la division est caractéristique de *T. hermanni*.

c) (plastron) : raccourcissement et épaississement du bourrelet épiplastral dorsal, lequel tend à s'élever par rapport à l'entoplastron et à se recourber vers l'arrière jusqu'au dessus de celui-ci ; puis, dans certaines lignées, il peut se réduire en avant de l'entoplastron ; une poche gulaire dorsale (concavité des épiplastrons et de l'entoplastron en dessous du bourrelet) peut se former (par ex. *Testudo*, lignée *graeca-marginata*).

La division dorsale des écailles Anales et Gulaires (correspondant, respectivement, à la présence antérieure de Caudales et d'Intergulaires) est fréquente dans toutes les lignées, et particulièrement chez *Testudo* pour les Gulaires et chez *Ceochelone* pour les Anales.

— Le descendant direct d'*Hadrianus* en France est *Cheirogaster*.

## GENRE *CHEIROGASTER* Bergounioux, 1935

*Espèce-type : Ch. maurini* Bergounioux, 1935.

*Horizon et localité :* Ludien, Falaise de Baby (Gironde).

DÉFINITION :

La définition primitive du genre est erronée (notamment : l'entoplastron est présent comme il se doit), mais *Cheirogaster* est reconnu provisoirement ; il sera redécrit ultérieurement.

Le genre comporte notamment trois caractères :

a) Conservation de la morphologie de la région pygale de type *Ceochelone*.

b) Disparition totale de la Cervicale.

c) Développement progressif du bourrelet épiplastral dorsal, lequel se bombe, se raccourcit puis se recourbe vers l'arrière au cours de l'Oligocène.

*Répartition :* Ludien-Aquitanien compris, Europe.

*Remarque : Cheirogaster* peut être considéré comme un sous-genre de *Ceochelone* indo-africain, quoique le bourrelet n'en soit pas aussi bombé et épais que chez les espèces aquitaniennes de France. Je ne sais quelle relation existe entre *Ceochelone* s. s. et *Cheirogaster*, si l'évolution s'est faite parallèlement dans les deux régions ou si les *Ceochelone* s. s. d'Afrique sont la prolongation de *Cheirogaster*.

EN FRANCE : *Cheirogaster maurini* (Fig. 105 ; Pl. XXVI fig. 9-10) est encore très proche d'*Hadrianus castrensis*. C'est peut-être la même espèce *maurini* qui est présente au Ludien de Montmartre (Fig. 103 a ; Pl. XXVI fig. 11-12) et une espèce plus grande, voisine, à La Crave (Gironde), Ludien supérieur.

D'après la morphologie du bourrelet épiplastral, il y a probablement eu plusieurs rameaux à partir d'*Hadrianus castrensis*. J'ai rapporté à *Cheirogaster* les spécimens suivants :

— *Ch. gigas* (Bravard, 1844), Stampien (« Sannoisien supérieur »), Bournonde-Saint-Pierre (voir Gervais, 1859, Pl. 54), conservé au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.

Source : MNHN, Paris

— Les spécimens provenant de Vauche (Loire), Oligocène, Pl. XXVII fig. 1-2 et fig. 103 b-c ; Marseille, Séon-Saint-André, Stampien supérieur, Fig. 106 (dont « *Testudo pusilla* » Bergounioux, 1935, figuré ici Pl. XXVIII fig. 1-2, pourrait être un très jeune individu) ; des Phosphorites du Quercy, Stampien supérieur : *Ch. phosphoritarum* (Bergounioux, 1935), dont quelques spécimens nouveaux sont figurés Pl. XXVI fig. 1-3 ; de Saint-Cérand-le Puy, Aquitanien : le spécimen dont le bourrelet épiplastral dorsal, très recourbé en arrière, est figuré Pl. XXVII fig. 3-4 est indéterminé ; il peut appartenir à *Cheirogaster*, étant trop recourbé à cette époque pour être un *Testudo* ; il ressemble à *Protestudo alba* Čkhikvadze (voir 1973 a, Pl. XIV).

## GENRE *ERGILEMYS* Čkhikvadze, 1972

*Espèce-type : Testudo insolitus* (sic) Matthew & Granger, 1923.

*Horizon stratigraphique et localité :* Oligocène inférieur de Mongolie.

DÉFINITION : voir Čkhikvadze, 1972, 1973 a : des indications de cet auteur, il ressort que trois caractères sont conjointement présents, à côté des trois caractères (p. 241 a, b, c) évolués acquis par les descendants d'*Hadrianus* :

— La Cervicale reste présente.

— Les Marginales 12 restent séparées ventralement.

— S'il n'est plus concave comme il l'était chez *Hadrianus*, le bourrelet épiplastral ne se développe cependant pas en hauteur et en longueur vers l'arrière ; il est long et bas, à peine ou non élevé en avant de l'entoplastron (voir Fig. 109 ; Pl. XXVII fig. 11, 14, XXVIII fig. 3-4, XXIX, et comparer aux Fig. 102-103 notamment).

Čkhikvadze estime que le genre est apparu en Asie et est parvenu en Europe à l'Oligocène, ce qui est possible mais non certain.

Il m'apparaît qu'*Ergilemys* s'est ensuite développé en Europe indépendamment des représentants asiatiques. Tel qu'il est défini par son auteur, le genre est présent au Stampien de France : peut-être déjà à Villebramar (Stampien inférieur au-dessus du « Sannoisien », Pl. XXIX fig. 1), certainement au Stampien supérieur.

EN FRANCE :

### *ERGILEMYS BRUNETI* n. sp.
(Dédiée à Michel Brunet)

*Horizon et localité :* Stampien supérieur, La Milloque (Lot-et-Garonne), Fig. 49, région 5 (Bassin d'Aquitaine), Fig. 54, point 29.

*Holotype :* — Coll. UP, fouilles Guth, récolte Taquet, LM 1966 : R 10, carapace dorsale avec reste de plastron (Fig. 107 a-b).

*Paratypes :* — Coll. UP, fouilles Michel Brunet, LM 1966 : R 9 (Pl. XXIX, fig. 2), R 11 (Fig. 107 c et Pl. XXIX fig. 3), R 12 (Pl. XXIX fig. 4).
— Coll. AM 1 (Pl. XXIX fig. 5).

*Autres spécimens :*

— Coll. UP, fouilles Guth, Michel Brunet : deux nuchales, une carapace dorsale partielle, trois hyoplastrons, onze xiphiplastrons plus ou moins complets, un entoplastron, divers éléments (voir notamment Pl. XXVIII fig. 13-14) du squelette.

— MNHN, coll. Filhol, 1903-1 : dentaires, Pl. XXVIII fig. 11-12.

Source : MNHN, Paris

*Diagnose :*

Espèce atteignant plus de 60 cm de longueur de carapace (holotype : 33 cm), proche d'*E. insolitus* de l'Oligocène inférieur de Mongolie et d'*E. insolitus saikanensis* Čkhikvadze, 1972, de l'Oligocène du Kazakhstan (dans la mesure où celles-ci me sont connues).

Bord gulaire arrondi. Écailles Gulaires grandes, mordant nettement sur l'entoplastron, jusque sur le tiers antérieur de la longueur de celui-ci. Entoplastron à bords latéroantérieurs incurvés et latéropostérieurs arrondis. Sillon huméropectoral formant latéralement un angle de 100 à 150°. Sillon fémoroanal rectiligne ou presque, parallèle au bord de l'encoche anale. Lobe postérieur dépourvu d'encoche fémoroanale, sauf chez un très grand individu (présumé mâle) à xiphiplastrons extroversés dans la région anale.

Comme chez *E. insolitus* : la carapace est très bombée ; la nuchale a des bords latéroantérieurs incurvés ; le bord antérieur de la Cervicale est échancré ; les périphériques antérieures et postérieures forment un coin saillant, à la limite latérale des sillons des Marginales. Le bourrelet épiplastral est soit moins soit aussi élevé que chez *E. insolitus saikanensis*. Le contour antérieur gulaire est arrondi avec parfois un léger redan à la limite du sillon correspondant à la séparation primitive des Gulaires et Intergulaires. Le sillon fémoroanal n'est pas coudé et l'huméropectoral forme un angle moins prononcé que chez *E. insolitus*.

Les dentaires sont conformes à ceux de *Geochelone (Geochelone)*.

*Ergilemys* est également présent au Stampien supérieur de Coderet (Allier), Fig. 108 et Pl. XXVIII fig. 3-7, et du Pech du Frayssе (Tarn-et-Garonne, Phosphorites du Quercy) ; de Créchy-Saint-Cérand-le-Puy (Allier), Stampien supérieur ou Aquitanien (?), Pl. XXV fig. 11-12.

Mais dans ces trois localités, les spécimens, grands ou petits, comportent une charnière hypoxiphiplastrale, qui n'est pas évidente à La Milloque, bien que tous les plastrons provenant de cette localité soient disloqués entre les deux plaques intéressées par la charnière.

ÉVOLUTION :

À l'Aquitanien, trois genres de Testudinidae sont présents en France :

1. — *Testudo* (venu d'Asie d'après Čkhikvadze) (voir plus bas). Il serait issu d'*Ergilemys*, ce que j'approuve ; mais on se demande pourquoi les espèces françaises d'*Ergilemys* seraient restées sans descendance, à la différence des espèces asiatiques. Notons que les espèces de *Testudo* d'Europe occidentale ont manifestement des caractères d'*E. bruneti* (voir *T. ginsburgi* notamment). Quoi qu'il en soit, il y a un léger décalage entre l'apparition des deux genres en France : *Ergilemys*, Stampien inférieur ou supérieur ; *Testudo*, Stampien supérieur ou Aquitanien.

2. — *Cheirogaster*, avec un bourrelet épiplastral très développé en arrière (voir plus haut).

3. — *Ergilemys*, avec un bourrelet bas non recourbé ; mais ce dernier évolue désormais parallèlement en Europe et en Asie : en Europe, la Cervicale disparaît dès l'Aquitanien inférieur. Dans les deux contrées, les espèces atteignent de grandes tailles.

J'ai figuré une partie du matériel pouvant être rapporté à la lignée européenne d'*Ergilemys* et provenant de Saint-Cérand-le-Puy (Fig. 109 ; Pl. XXVII fig. 11 et probablement aussi fig. 5-6) ; de Suèvres, Burdigalien supérieur de l'Orléanais (Pl. XXVII fig. 14). En effet, un certain nombre de très grosses Tortues terrestres sont présentes en France après le Stampien : Aquitanien de Saint-Gérand (avec *Cheirogaster*), Burdigalien et Helvétien de l'Anjou-Orléanais, Miocène supérieur de Provence (Aups, Mont-Lubéron) enfin Pliocène de Perpignan (« *Testudo* » *perpiniana* Depéret, 1885). Généralement très fragmentaires, difficiles à déterminer ou à redéfinir, les espèces ne peuvent pas être attribuées avec certitude à une lignée descendant d'*Ergilemys* du Stampien supérieur ; c'est pourquoi j'adopte le terme de *Geochelone* s. l. En tout cas, c'est dans le genre *Ergilemys* que Čkhikvadze place les grandes Tortues terrestres d'Europe Occidentale : « *T.* » *perpiniana* et « *T.* » *bolivari* Hernadez-Pacheco, 1917 (Espagne).

L'espèce *perpiniana* est déjà très éloignée de l'espèce *bruneti* du Stampien : outre l'absence de

Source : MNHN, Paris

Cervicale et la grande taille, on note que le bourrelet épiplastral est moins long; il forme une pente abrupte et non douce en avant de l'entoplastron. Les Marginales 12 sont fusionnées dorsoventralement, les rudiments d'écailles Caudales font défaut. Il conviendrait de réviser les tortues géantes dans le Monde, notamment en Europe, pour établir l'appartenance de telle ou telle espèce à la lignée issue d'*Ergilemys* ou à celle de *Cheirogaster*.

J'ai représenté quelques spécimens indéterminés :

— du Pech du Frayssе : Pl. XXVIII fig. 8-10, *Ergilemys* à charnière?

— de Saint-Cérand : Fig. 110 (*Cheirogaster*) et Pl. XXVII fig. 7-10, 12-13 (*Cheirogaster* ou *Ergilemys*?); Pl. XXX fig. 3, un humérus.

## GENRE *TESTUDO* Linné, 1758

*Espèce-type : T. graeca* Linné, 1758, actuelle sur une partie du pourtour méditerranéen, mais pas en Crèce où vit *T. marginata*, ni en France où vit *T. hermanni*[1].

GÉNÉRALITÉS :

Le genre est présent en France avec certitude à partir de l'Aquitanien du Centre (Allier, Auvergne). Il s'est maintenu comme dans d'autres pays d'Europe et d'Asie, jusqu'à l'heure actuelle; il a pénétré en Afrique du Nord également.

C'est dans ce genre que se trouvent les espèces les plus évoluées des Testudinidae d'Europe, par la conjonction d'un certain nombre de caractères, dont certains étaient déjà présents chez *Ergilemys* et *Cheirogaster* : carapace dorsale à neurales 1 à 5 différenciées et alternance nette de pleurales élargies et étroites, latéralement et médialement, coïncidence des sutures et sillons de la bordure périphérique et des pleurales, réduction fréquente de la Cervicale, sillon postérieur de la Vertébrale 5 s'étendant jusqu'à la suture suprapygale-pygale ou un peu au-delà et, éventuellement, étalement de la suprapygale 2 aux dépens de la première; plastron à bourrelet épiplastral épaissi, recourbé, et éventuellement écourté secondairement, sillon huméropectoral ne coupant d'abord pas l'entoplastron puis s'avançant en l'encadrant, jusqu'au moment où il parvient à le recouper (chez *T. (Agrionemys) horsfieldii*, et *T. hermanni* parfois), lobe postérieur s'élargissant et se raccourcissant (*T. hermanni* et *T. (A.) horsfieldii*), présence fréquente de charnière hypoxiphiplastrale (*T. graeca* et *marginata*).

Čkhikvadze (1970 c) a créé un nouveau genre, *Protestudo* (espèce-type *T. bessarabica* Riabinin, 1918, Miocène supérieur d'Ukraine), d'où sont issus, d'après lui :

1) d'une part *Testudo*, sous-genres : *Testudo* (espèce-type *T. graeca*) et *Pseudotestudo* Loveridge et Williams, 1957 (espèce-type *T. kleinmanni* Lortet, 1883, NE Afrique, Actuel);

2) d'autre part, *Agrionemys* Khosatzky et Mlynarski, 1966 (nom substitué à *Testudinella* Cray, 1844, préemployé), espèce-type *Testudo horsfieldii* Gray, 1844, Afghanistan et Kazakhstan, Actuel.

En ce qui concerne les espèces d'Europe occidentale connues en France, Čkhikvadze place dans le genre *Protestudo* : *Testudo antiqua* Bronn, 1831, *Testudo promarginata* Reinach, 1900, *Testudo hermanni* Gmelin, 1789; finalement, toutes les espèces de *Testudo* (non Céochéloninés) antérieures à *bessarabica* appartiennent à *Protestudo* pour Čkhikvadze.

N'ayant pas vu l'espèce-type de *Protestudo*, je n'ai pas encore d'opinion définitive; mais d'après le matériel de France, il apparaît que le moment où la diversification se fait et où les lignées se séparent n'est pas évident. De toute façon, la diagnose du genre *Protestudo* donnée par Čkhikvadze n'est pas applicable à *T. promarginata* et à une bonne partie des espèces regroupées sous le nom de *Protestudo antiqua* (cf. Claessner, 1933), de sorte que je garde actuellement le nom de *Testudo* pour toutes ces lignées d'espèces.

1. *T. graeca* n'y étant présente que par suite de son introduction récente par l'homme.

Source : MNHN, Paris

1. — LIGNÉE CONDUISANT À *T. antiqua* : GROUPE *antiqua* DES AUTEURS (cf. Glaessner, 1933 notamment).

*Testuco antiqua* Bronn, 1831, de Hohenhöwen, Baden (Allemagne), Miocène supérieur : un spécimen provenant de la série-type est représenté Pl. XXXIV fig. I.

L'espèce annonce *T. hermanni*, mais aussi *T. (Agrionemys) horsfieldii*, par l'élargissement et le raccourcissement des lobes plastraux (surtout le postérieur) et par l'avancement latéral du sillon huméropectoral. Je ne connais pas de représentation du bourrelet épiplastral et ne puis donc le comparer à celui de *T. hermanni*, pas plus qu'à celui de *T. bessarabica*, espèce qui m'est également inconnue.

Un certain nombre d'espèces précèdent *T. antiqua* en Europe occidentale et, à mon avis, il ne convient pas de les confondre avec celle-ci :

a) GROUPE *PROMARGINATA*

À l'Aquitanien et au Burdigalien inférieur se distingue l'espèce *Testudo promarginata* Reinach, 1900, de l'Aquitanien des environs de Francfort (Allemagne), figurée par Reinach, 1900, Pl. I, II (fig. 1-2-3) et III. Le lobe postérieur du plastron est modérément court par rapport aux Testudinidés plus anciens ou plus récents : la plus grande longueur dorsale du xiphiplastron est supérieure, égale ou même un peu inférieure à la largeur antérieure, la longueur ventrale est égale ou un peu inférieure à la largeur antérieure. Le bourrelet épiplastral dorsal est fort médialement, mais pas globuleux ni recourbé vers l'arrière au-dessus ou en avant de l'entoplastron. Le bourrelet se prolonge éventuellement (Pl. I) en un épaississement symphysaire en arrière de la limite postérieure dorsale des Gulaires (voir le spécimen français Pl. XXXI fig. 6) avec, de chaque côté, une concavité qui n'est pas surplombée par l'entoplastron. Comme toutes les espèces ultérieures, la limite dorsale des anciennes Intergulaires et des Gulaires est conservée, ou indiquée par une amorce du sillon et par une festonnation du bord postérieur des écailles.

Les spécimens français rapportés à cette espèce ou à son groupe montrent, qu'en outre, le sillon huméropectoral est coudé latéralement, suivant un angle plus ou moins aigu, plus près du bord du lobe que chez les espèces plus récentes : Aquitanien de Saint-Gérand-le-Puy (Pl. XXXI fig. 1-7 et Pl. XXX fig. 1-2); puis Burdigalien inférieur des Sables de l'Orléanais (Fig. 112 et Pl. XXXIII fig. 2-4) et des de Saint-Gérand est différente de celle de l'Anjou-Orléanais (« *T. noviacensis* Nouël », nom inédit, Faluns savignéens (Fig. 111 et Pl. XXXIV fig. 11) : le bourrelet épiplastral est conforme à celui de *promarginata*, sa largeur variant individuellement; certains indices montrent que l'espèce de la région ne figurant que sur les étiquettes de la collection).

Le spécimen de la Pl. XXXII fig. 2, du Burdigalien supérieur de Marsolan (niveau de Pellécahus), à plastron connu seulement par la face ventrale, peut appartenir soit à ce groupe *promarginata*, soit à l'espèce *mellingi* plus récente (voir plus loin).

Après le groupe *promarginata*, trois espèces acquièrent progressivement la morphologie du bourrelet épiplastral connue actuellement chez *Testudo graeca* : *T. ginsburgi*, *T. mellingi* et *T. canetotiana*.

b) *TESTUDO GINSBURGI* n. sp.
(Dédiée à Léonard Ginsburg)

*Horizon stratigraphique et localité :* Burdigalien moyen d'Artenay (Loiret), Sables de l'Orléanais, Fig. 49, région 2 et Fig. 51, point 12.

*Holotype :* MNHN, ART 541, fouilles Ginsburg, Pl. XXXII fig. 1 et XXXIII fig. 1.

*Autre matériel type :* ART 539 à 579, éléments de carapaces dorsales, plastrons, os des membres et ceintures.

*Diagnose :*

Épiplastrons courts, saillie gulaire faible et à bord antérieur aminci; Gulaires courtes, mordant peu sur l'entoplastron. Bourrelet épiplastral dorsal peu épais, non globuleux, à bord postérieur aminci

Source : MNHN, Paris

et légèrement arrondi, nettement recourbé vers l'arrière, juste en avant de l'entoplastron. Sillon huméropectoral rectiligne, coudé tout à fait latéralement. Xiphiplastron aussi long que large, nettement resserré à l'arrière.

Cette espèce de taille modérée (jusqu'à 30 cm de longueur de carapace; 24,6 cm de longueur pour le plastron-type) a des os relativement minces et une apparence gracile. La carapace dorsale est globuleuse. La plupart des sillons sont particulièrement rectilignes. Cette espèce rappelle *Ergilemys bruneti* par la morphologie des éléments ventraux du plastron et par les contours; son bourrelet épiplastral préfigure celui des espèces plus jeunes, *T. mellingi* et *T. canetotiana* (que l'on retrouve chez les actuelles, *graeca* et *marginata*) :

ÉVOLUTION :

Les deux espèces *mellingi* et *canetotiana* qui suivent ont un bourrelet épiplastral large, non seulement épais mais encore globuleux et arrondi à l'arrière; fortement recourbé vers l'arrière, un peu en avant de l'entoplastron ou au-dessus de la partie antérieure de celui-ci, il surplombe la poche gulaire (voir Čkhikvadze, 1970c) que l'on retrouvera chez *T. graeca* et *T. marginata*. Le lobe postérieur devient plus large et plus court, le xiphiplastron étant nettement plus court que large, comme chez *T. hermanni* et *T. (Agrionemys) horsfieldii* et contrairement à *T. graeca* et *marginata*. Le sillon huméropectoral est généralement moins anguleux ou, tout au moins, sa coudure est nettement moins latérale; chez *T. graeca* et *T. hermanni* ce sillon peut même encadrer l'arrière de l'entoplastron et on a vu qu'il le recoupe chez *T. horsfieldii*, et parfois *T. hermanni*.

### c) *TESTUDO MELLINGI* (Peters, 1868)

De l'Helvétien inférieur d'Eibiswald, Steirmark (Autriche), figurée *in* Peters, 1868, Pl. III.

Je rapporte à cette espèce le matériel de Baigneaux-en-Beauce, Burdigalien supérieur, Sables de l'Orléanais (Pl. XXXII fig. 5 et XXXIII fig. 5) ainsi que différents spécimens provenant de Suèvres (Pl. XXXIV fig. 17), même niveau et région.

C'est probablement à cette espèce ou à une espèce voisine plus récente qu'il faut rapporter le matériel du Burdigalien de Reinprechtspölla bei Eggenburg, appelé *Testudo antiqua* Bronn var. *noviciensis* Depéret, 1895, *in* Glaessner, 1933, Pl. XXI fig. 2-3 (non *Testudo « noviacensis* Nouël », nom inédit, figuré Pl. XXXIII fig. 2, de Neuville-aux-Bois).

### d) *TESTUDO CANETOTIANA* Lartet, 1851

Helvétien inférieur de Sansan (Cers), région 5, Fig. 49 et point 65, Fig. 54. Représentée Fig. 113-114 et Pl. XXXIV fig. 2-10.

L'espèce *canetotiana* ne fut ni réellement bien décrite ni figurée par Lartet, qui mentionne d'autres localités comportant cette nouvelle espèce, outre Sansan : ainsi, le spécimen donné par l'Abbé Caneto (d'où est tiré le nom de l'espèce) provient de Marsolan, Burdigalien. Le premier auteur à figurer et décrire l'espèce, sur du matériel de Sansan, est De Stefano (1902c, p. 298). Quant au spécimen de Marsolan, retrouvé à Auch par l'Abbé Crouzel, figuré Pl. XXXII fig. 2, il n'a jamais été décrit et n'est pas dégagé à l'intérieur (face dorsale du plastron inconnue) : ce qui en apparaît montre qu'il appartient soit à l'espèce *mellingi* (Peters, 1868), soit au groupe *promarginata*.

L'espèce diffère de la précédente notamment par sa taille réduite. Elle est très proche de *T. graeca* par l'épaisseur et la taille des spécimens, les proportions et la morphologie gulaire. Mais elle en diffère et ressemble à *T. hermanni* par les proportions de son lobe postérieur court et large, comme chez *T. antiqua*. À partir de cette espèce, le bourrelet n'est de nouveau plus aussi recourbé vers l'arrière et il est plus antérieur : chez *T. canetotiana* son étendue varie individuellement (maximum : Pl. XXXIV fig. 5-6, minimum : Pl. XXXIV fig. 7-8).

Après Sansan et jusqu'au Pliocène, les spécimens de Tortues sont rares en France. J'ai figuré quelques éléments provenant du « Vindobonien » (Helvétien-Tortonien) de la Crive-Saint-Alban, Pl. XXXIV fig. 12-16, provenant probablement de plusieurs niveaux stratigraphiques et comprenant sans doute *T. canetotiana* et *T. antiqua*.

Source : MNHN, Paris

2. — GROUPE « *pyrenaica* ».

Il comporte en France les spécimens « pontiens » (= Turolien; Vallésien et Pliocène parfois inclus) et Pliocènes déterminés comme *Testudo amberiacensis* Depéret, 1894, Turolien d'Ambérieu, et *T. pyrenaica* Depéret et Donnezan, 1890, Pliocène de Perpignan (Fig. 115), ainsi que certains spécimens provenant du Mont-Lubéron (Turolien).

Dans ces « espèces », la Cervicale est réduite à sa portion ventrale. Il y a amorce de séparation des Marginales 12, soit ventrale, soit dorsale, rappelant celle d'*Hadrianus* et d'*Ergilemys* (plus anciens) et celle de *Testudo hermanni* (plus récente). Le lobe postérieur de *T. pyrenaica* n'est pas particulièrement écourté ni élargi (longueur ventrale du xiphiplastron inférieure ou égale à sa longueur, longueur dorsale supérieure à cette longueur), ce qui rapproche l'espèce de *T. graeca*. Mais le bourrelet épiplastral est très avancé et un peu recourbé, plus comme chez *T. horsfieldii* que chez *T. hermanni*. C'est à ce groupe qu'appartiennent les spécimens de Pliocène de Montpellier (Pl. XXXIV fig. 18-20).

## Famille TESTUDINIDAE?

### GENRE *DITHYROSTERNON* Pictet et Humbert, 1855

Ce genre n'était jusqu'à présent connu que par le matériel, incomplet, de l'espèce-type.

*Espèce-type : D. valdense* Pictet et Humbert, 1855.

*Horizon et localité :* Éocène supérieur, Sidérolithique du Canton de Vaud (Suisse), Le Mauremont près de La Sarraz. Figuré *in* Pictet et Humbert, Pl. IX-XII.

Le genre est caractérisé par la présence de deux charnières rendant les lobes plastraux mobiles : entre épiplastrons — entoplastron et hyoplastrons à l'avant, entre hypoplastrons et xiphiplastrons à l'arrière. Pas de Cervicale; Pleurales alternativement élargies et étrécies comme chez les Testudinidae; sillons des écailles formant un bourrelet avec une rainure au sommet, comme chez de nombreux Testudinidae uniquement; carapace globuleuse. Mais comme chez les Emydidae, les sillons costomarginaux ne coïncident pas avec les sutures pleurales-périphériques.

*DITHYROSTERNON* sp. (cf. *VALDENSE*?)

J'ai rapporté à ce genre un épiplastron gauche provenant de Lostanges, phosphorites du Quercy, Eocène supérieur, Pl. XXXI fig. 8-9, montrant bien la charnière épi-hyoplastrale; je ne peux affirmer que ce modeste spécimen appartient à l'espèce *valdense* de Suisse. Il est d'ores et déjà très intéressant de noter la restriction du genre à la Suisse et à la France à l'Eocène supérieur.

## CHAPITRE 3

## FAMILLE CHELYDRIDAE Swainson, 1939[1]

Dans le présent travail, j'envisage la famille des Chelydridae au sens le plus strict. J'en exclus les Kinosterninae et les Staurotypinae, considérés ici comme les deux sous-familles composant la famille des Kinosternidae. Les Chelydridae sont donc réduits ici à la sous-famille des Chelydrinae de Romer, 1956. Ainsi comprise, cette famille ne compte que quelques genres, répartis en Amérique du Nord (Paléocène-époque actuelle) et en Eurasie (Oligocène-Pliocène), genres dont seuls quelques-uns sont bien définis.

1. Voir Gaffney, 1975 c. Il inclut dans les Chelydridae *Platysternon* Gray, 1831, unique représentant actuel des Platysternidae, famille dans laquelle Chkhikvadze a placé son genre *Planiplastron*, de l'Oligocène d'Asie (1971 b). Voir aussi Addendum p. 295, et Mac Dowell 1964, p. 241.

Source : MNHN, Paris

Amérique : ? † *Acherontemys*, Miocène supérieur du Washington (connu par une carapace dorsale, insuffisamment défini) ; *Chelydra*, Pléistocène de Floride, actuel en Amérique du Nord, du Centre et du Sud ; † *Chelydrops*, Miocène supérieur du Nebraska (connu par un fragment de crâne, mal défini par rapport à *Macroclemys*) ; *Macroclemys*, base du Miocène moyen du Nebraska, actuel dans le SE des États-Unis ; † *Protochelydra*, Paléocène du Dakota du Nord (crâne insuffisamment décrit, fragments de carapace).

Après révision des fragments de carapace sur lequel il est fondé, le genre *Hoplochelys*, du Paléocène du Nouveau-Mexique pourrait être inclus dans la famille *sensu-stricto*, mais je pense qu'il s'agit plutôt d'un représentant ancien de la famille des Kinosternidae.

Asie et Europe : † *Chelydropsis*, de l'Oligocène au Pliocène terminal.

## GENRE *CHELYDROPSIS* Peters, 1868.

*Espèce-type : Chelydropsis carinata* Peters, 1868.

Figurée *in* Peters, 1869, Pl. I.

*Synonymies :* voir Kuhn, O. (1964), Čkhikvadze, 1971a et p. 323.

### DIAGNOSE

Carapace pouvant atteindre 45 à 50 cm de longueur médiane et conserver des fontanelles à l'état adulte. Carapace dorsale surbaissée avec une crête sagittale, plus ou moins interrompue et étendue, et deux bombements longitudinaux latéraux plus ou moins prononcés. Nuchale avec processus costiformes (processus nuchaux) atteignant les périphériques 2 ou 3 mais non prolongés jusqu'aux extrémités latérales libres des côtes des pleurales 1 (côtes 2) ; largeur de l'écaille Cervicale représentant entre le tiers et la moitié de la largeur du bord antérieur de la nuchale. Huit ou neuf neurales relativement moins larges et généralement moins irrégulières que chez les deux genres actuels d'Amérique. Bordure latérale en pente, plus ou moins redressée marginalement, avec un sillon au bord supérieur latéral des périphériques qui ne représente pas une délimitation d'écailles Supramarginales ; généralement pas de bourrelet entre ce sillon et celui qui limite médialement les écailles Marginales. Bord postérieur de la carapace en dents de scie ; encoche pygale n'atteignant pas les pointes des deux dernières dents de scie.

Longueur du contact carapace dorsale-plastron au moins égale aux 2/5 de la longueur médiane du plastron. Encoches axillaires moins profondes que chez les genres actuels et processus axillaires s'étendant jusqu'aux périphériques 3 et/ou 4, plus longs que chez les actuels ; entoplastron plus massif, s'inscrivant dans un losange, peu recouvert par les épiplastrons dorsalement ; pas de fontanelles hyo-entoplastrales.

Tête grande : longueur du crâne jusqu'au condyle occipital correspondant à peu près au quart de la longueur de la carapace ; crâne relativement large mais moins que chez *Macroclemys* : museau relativement large, non triangulaire dépourvu de bec prémaxillaire ; orbites orientées latérodorsalement ; surface des os du toit crânien non crénelée, plane entre les orbites ; face dorsale du pariétal peu beaucoup plus large à l'arrière qu'à l'avant, contrairement aux genres actuels américains : palais concave antérieurement entre les surfaces triturantes maxillaires, lesquelles étaient probablement concaves et élargies à l'arrière.

Mandibule à contour antérieur relativement arrondi, ne formant pas de bec pointu fortement redressé ; surfaces triturantes s'élargissant à l'arrière, concaves ; dentaire et coronoïde s'élevant d'autant plus abruptement que la mandibule est grande, postérieurement à la surface triturante (d'autant plus concave à l'arrière), en un processus coronoïde haut ; fosse dentaire externe concave et haute ; processus rétroarticulaire présent, visible dorsalement.

Remarque : certains caractères différenciant les fossiles de France des genres américains actuels ont été relevés sur des os isolés ; ils ne peuvent être inclus dans la diagnose du genre tant qu'ils n'auront pas été vus sur toutes les espèces et sur plusieurs spécimens de chaque espèce. Ce sont notamment :

Source : MNHN, Paris

— La position du bord supérieur de l'orbite à la hauteur du sommet du maxillaire et au niveau de la face dorsale du préfrontal (spécimens de Sansan) ;
— Les proportions du processus articulaire du carré, relativement court et large (Sansan) comme chez *Macroclemys* ;
— Le faible étrécissement des ptérygoïdes à mi-longueur et le faible décollement des processus ptérygoïdes par rapport au corps de l'os (Artenay) ;
— La position du foramen postérieur de la carotide interne par rapport à la fenêtre postotique proche de celle de *Chelydra* (Artenay) ;
— Le basisphénoïde plus long que large (Artenay) ;
— La *crista pterygoidea* en position médiale par rapport au débouché antérieur du canal vidien (Artenay).

## RAPPELS SUR L'HISTORIQUE DU GENRE

Les premiers auteurs ayant reconnu l'appartenance de certains spécimens fossiles d'Europe à la famille des Chelydridae les ont attribués au genre actuel *Chelydra* ; c'est ainsi qu'ont été créées les espèces *Chelydra murchisoni* Bell, 1832, *Emysaurus*[1] *meilheuratiae* Pomel, 1846, *Chelydra decheni* Meyer, 1852. En 1868, Peters créa le genre *Chelydropsis* sur des spécimens provenant de Wies (Steiermark, Autriche) et décrits en 1855 par lui-même sous le nom de *Chelydra* sp., ainsi que sur de nouveaux spécimens provenant de la même région et notamment d'Eibiswald. Peters différencie *Chelydropsis* de *Chelydra* d'après : 1) la plaque nuchale double (une nuchale et une postnuchale), ce qui est dû au fait qu'une cassure a été prise pour une suture ; 2) la présence d'une double rangée d'écailles Marginales chevauchant les périphériques 3 à 8, ce qui est discutable (voir p. 255 et 261) ; 3) la morphologie des plaques neurales moins larges et moins anguleuses, ce qui est exact dans l'ensemble. Avec le genre *Chelydropsis*, Peters créait l'espèce *carinata*, espèce-type du genre, d'après la présence d'une carène longitudinale dans la partie pygale, sur l'exemplaire provenant d'Eibiswald, trouvé et préparé par A. Letocha. En 1869, il figure ce spécimen (Pl. 1) et le compare, ainsi que les autres spécimens provenant du Steiermark (Wies, Fohrnsdorf) qu'il inclut dans l'espèce *carinata*, aux espèces *Chelydra decheni* et *Ch. murchisoni*. Sa comparaison met en lumière les ressemblances des trois espèces fossiles par opposition aux espèces actuelles d'Amérique, mais n'établit pas les liens précis entre les trois espèces d'Europe ; il signale tout de même que l'entoplastron de *Chelydropsis carinata* ressemble à celui de *Chelydra murchisoni*. Il conserve une séparation générique entre son espèce et les deux autres espèces fossiles à cause de la « postnuchale » et des « Supramarginales » qu'il ne voit pas sur les deux autres espèces.

D'après sa description, le caractère le plus marquant de son espèce est la présence de la carène. Or les auteurs précédents n'en font effectivement pas mention chez *Ch. decheni* et *murchisoni* mais l'on verra qu'elle est toujours présente sur les spécimens suffisamment conservés et qu'elle représente en fait un trait de famille.

Après Peters, le genre *Chelydropsis* n'a pas été repris pendant longtemps, en partie probablement faute de retrouver sur des fossiles les caractères de la diagnose de l'auteur. Mais en même temps, l'on ne se posait pas la question de la possibilité d'une différence générique entre fossiles et actuels. Ainsi Fuchs (1939) attribue les spécimens provenant de Viehhausen à *Chelydra* et *Macroclemys* ; Bergounioux, dans ses différents travaux, ne soupçonne pas la présence de *Chelydridae* en France et en attribue les restes à d'autres familles, sous des noms de genre tels que *Broilia* et *Leptochelys* ; Zangerl (1945) ignorait apparemment le travail de Peters. Enfin Williams (1952 a) montre de l'intérêt pour le genre *Chelydropsis*, mais ne le retient pas faute d'avoir pu réexaminer les fossiles du Steiermark ; il est le premier auteur à poser nettement la question de la valeur du genre et de son extension possible à toutes les espèces de Chelydridae d'Europe.

En 1971 a, Čkhikvadze reconnaît le genre et l'applique à deux nouvelles espèces du Kazakhstan

1. *Emysaurus* : synonyme de *Chelydra*.

Source : MNHN, Paris

et à un certain nombre d'espèces d'Europe occidentale : *Chelydra murchisoni* Bell; *Ch. allingensis* Fuchs et *Macroclemys* sp. in Fuchs, 1939; *Leptochelys braneti*, *Broilia denticulata* et *B. robusta*, Bergounioux et Crouzel, 1965; *Chelydra argillarum* Laube, *Ch. decheni* Meyer et *Ch. meilheuratiae* Pomel; il inclut également dans le genre : *Macrocephalochelys* Pidoplichko et Tarashchuk, 1960, du Pontien d'Ukraine, genre que je ne connais pas encore (voir addendum, p. 295). Il donne une nouvelle diagnose du genre *Chelydropsis*, rectifiant et complétant celle de Peters; c'est celle que j'ai reprise ici en partie, avec quelques modifications et additions faites d'après le matériel de France. Il ne m'a pas été possible de réexaminer les spécimens de Chelydridae hors de France mais d'après la littérature (exception faite de la publication sur *Macrocephalochelys*, non consultée) et d'après les figurations des auteurs, j'ai donné ici quelques diagnoses provisoires qui pourront servir de base à un réexamen des fossiles d'Europe occidentale. J'ai été amenée à séparer les spécimens de *Chelydropsis* en deux groupes correspondant à peu près aux deux espèces étudiées par H. von Meyer en 1852 : *decheni* et *murchisoni*, lesquelles sont principalement différenciées par la forme respectivement étroite et large des épiplastrons au bord antérieur. Il semble que l'on passe progressivement du groupe *decheni* au groupe *murchisoni* et c'est pourquoi je pense qu'il n'y a pas lieu d'établir de séparation supraspécifique.

## DÉFINITION DES DEUX GROUPES D'ESPÈCES

### I. GROUPE *DECHENI-SANCTIHENRICI*

(D'après une espèce du Miocène inférieur d'Allemagne et une espèce du Stampien supérieur de France, *sanctihenrici* n. sp.)

À l'Oligocène et au Miocène inférieur et moyen d'Europe occidentale les spécimens suffisamment connus ont en commun : 1) la forme des périphériques relativement plus carrée que dans l'autre groupe : bord externe relativement plus court, surtout sur les périphériques antérieures et postérieures; 2) les dents de scie postérieures modérément longues; 3) l'encoche pygale de largeur modérée, inférieure ou égale à la moitié de la plus grande largeur de la pygale; 4) les processus latéraux des hyoplastrons et hypoplastrons considérablement étendus, jusqu'à l'endroit où la première et la dernière périphériques du pont commencent à s'ouvrir pour devenir tectiformes (notons qu'aucun plastron complet n'est conservé, aussi ne sait-on pas quel rapport existe entre la longueur du contact plastron-carapace et la longueur du plastron; d'après les reconstitutions de *Ch. decheni*, on peut estimer que la première de ces longueurs est très nettement supérieure à la demi-longueur du plastron); 5) l'étroitesse des épiplastrons dans la région antérieure gulaire; 6) la courbure des bords latéraux des xiphiplastrons, éventuellement élargis vers l'arrière avant l'extrémité postérieure.

Les rassemblements de spécimens en espèces ne sont pas faciles car l'on n'a généralement que des restes d'individus très partiels et peu nombreux par gisement. On trouve suivant les localités *deux sortes d'échantillons* :

1°) Ceux provenant d'individus dont les carapaces massives, sans fontanelles persistantes, peuvent atteindre de grandes dimensions : 30 à 40 cm de longueur médiane; les os sont épais, la liaison carapace dorsale-plastron est ferme (apophyses plastrales massives s'appliquant dans des fossettes creusées dans les bords épais des périphériques correspondantes, spécialement arrondies et profondes aux extrémités du pont); les carapaces dorsales sont ornées de vermiculations vasculaires habituelles aux Chelydridae et en outre de costulations relativement étroites et basses, rayonnantes, correspondant à celles des écailles Costales et Vertébrales.

Ces caractères ne sont pas toujours observables sur certains fossiles, étant donné leur état partiel, et on ne les trouve réunis que dans les conditions optima. C'est dans le gisement de Marseille-Saint-Henri (Oligocène supérieur), qui ne comporte que des spécimens massifs provenant de carapaces dorsales de 30-35 cm de longueur, que tous ces caractères sont assemblés et j'ai créé pour ces restes l'espèce *sanctihenrici* n. sp.

Source : MNHN, Paris

2°) Ceux provenant d'individus dont les carapaces à os minces ont environ 10 à 22 cm de longueur médiane et qui ont d'importantes fontanelles.

Dans trois gisements français les restes de ces carapaces ne sont pas ornés de costulations radiaires. Hors de France, l'espèce *decheni* est représentative de cette sorte d'échantillons. Dans un autre gisement français, Vernet (Stampien supérieur ou Aquitanien), les restes de ces petites carapaces sont en outre ornées de costulations radiaires, comme sur les carapaces de la catégorie précédente.

On se pose les questions suivantes : comment se fait-il que certains gisements, par opposition à d'autres, ne fournissent que de petits spécimens incomplètement ossifiés (os minces, fontanelles)? Autrement dit, peut-on considérer les petits spécimens comme des adultes d'espèces distinctes de celles des grands spécimens mais ne parvenant pas à grandir davantage? ou bien n'a-t-on, par hasard, ramassé dans ces gisements que des spécimens jeunes appartenant aux espèces connues par ailleurs par des carapaces massives plus grandes?

À l'heure actuelle chez *Chelydra serpentina* il y a des individus petits (21 cm de longueur) complètement ossifiés et à os épais, alors que d'autres plus grands ont des os relativement plus minces et des fontanelles persistantes.

Dans cette espèce comme chez l'autre espèce actuelle américaine, *Macroclemys temmincki*, du moins sur les quelques échantillons que j'ai pu observer, les costulations radiaires des écailles Costales et Vertébrales (liées à leur croissance et fréquentes chez les Tortues) ne s'impriment pas comme chez les fossiles de France : pas du tout chez *Macroclemys* et très faiblement et d'une façon différente des espèces fossiles d'Europe à l'arrière de certaines Vertébrales chez *Chelydra serpentina* : deux fines costulations longitudinales de part et d'autre de la carène sagittale, même chez de petits individus (22 cm). Chez les spécimens bien conservés du Miocène supérieur d'Europe comme ceux de Sansan et d'Oeningen (d'après les figurations de Meyer) on ne voit pas de costulations radiaires. Il semble donc que leur présence à l'Oligocène et au Miocène inférieur a une valeur taxonomique infragénérique, et leur absence par la suite traduit une évolution à l'intérieur du genre. Comme la dimension des carapaces et leur degré d'ossification, d'après *Chelydra serpentina*, n'est pas forcément caractéristique d'une espèce, il faut rassembler les spécimens d'après d'autres caractères, y compris celui de la décoration. Les petits spécimens à costulations radiaires de Vernet pourront alors être rapprochés de l'espèce *sanctihenrici* plutôt que de l'espèce *decheni*.

## II. CROUPE *MURCHISONI*

(D'après une espèce provenant du Miocène supérieur d'Oeningen, Suisse.)

À partir du Miocène moyen les gisements fournissent des restes de carapaces pouvant atteindre de plus grandes dimensions (40-45 cm de longueur médiane) ; certaines sont dépourvues de fontanelle mais toutes ont des os relativement plus minces que les plus grandes du groupe précédent ; 1) le bord des périphériques antérieures est plus long ; 2) les dents de scie sont plus longues, même chez les jeunes, ou plus écartées les unes des autres ; 3) l'encoche pygale, plus large, est supérieure à la moitié de la largeur maximum de la pygale ; 4) la Vertébrale 5 empiète davantage sur la pygale (dans certains spécimens sûrs tout au moins) ; 5) le plastron est moins étendu en longueur latéralement et, notamment, les processus latéraux des hyoplastrons n'atteignent pas la première périphérique du pont (périphérique 3), la longueur des processus étant égale ou inférieure à la moitié de la longueur du plastron ; 6) le pont est plus étroit entre les encoches axillaires et inguinales ; 7) les épiplastrons sont élargis antérieurement dans la région Culaire ; 8) l'entoplastron losangique est beaucoup plus long, surtout postérieurement, et plus étroit ; 9) les xiphiplastrons ont des bords latéraux plus droits et forment une pointe postérieure aiguë.

Dans ce groupe, comme dans le précédent, les espèces sont difficiles à discerner et leur valeur est discutable ; sur trois des « espèces » de ce groupe, *carinata*, *sansaniensis* et *murchisoni*, les sillons Costaux et Vertébraux sont larges, dédoublés ou divisés avec des diverticules multiples ; d'après le dessin de Peters, 1869, Pl. I, l'espèce *carinata* pourrait avoir en outre des costulations radiaires comme dans les espèces du groupe précédent ; le passage progressif d'un groupe à l'autre peut se faire notamment

Source : MNHN, Paris

par l'augmentation des dimensions et l'atténuation de l'épaisseur des plaques et des costulations radiaires, les différents caractères n'évoluant pas ensemble dans les différentes espèces.

En attendant une révision du matériel européen étranger et la découverte de nouveaux spécimens plus complets, permettant une bonne définition d'espèces, j'ai gardé les noms existant, indiquant éventuellement les synonymies possibles, mais j'ai été obligée de créer l'espèce *sanctihenrici* faute de pouvoir attribuer avec certitude le relativement beau matériel de Marseille-Saint-Henri à une des espèces préexistantes, et notamment à *Ch. manuascencis* (Bergounioux, 1936 c).

## DESCRIPTION DES DEUX GROUPES D'ESPÈCES

### I. GROUPE *DECHENI-SANCTIHENRICI*

### A. Spécimens dépourvus de costulations radiaires.

#### 1. – *Chelydropsis decheni* H. v. Meyer, 1852.

L'examen de cette espèce d'après la littérature de H. von Meyer permet d'extraire quelques caractères intéressants, mais non pas tous ceux qui seraient nécessaires pour l'obtention d'une bonne diagnose.

*Localité et horizon stratigraphique ; matériel :*

Rott, Siebengebirge, près de Bonn (Allemagne Fédérale). Oligocène supérieur ou Miocène inférieur (Stampien supérieur ou probablement Aquitanien). L'espèce ne m'est connue que par des spécimens de petites dimensions, possédant tous des fontanelles ; le plus grand a une longueur de carapace dorsale d'environ 22 cm (Meyer, 1852, Pl. XXVIII, XXIX et XXX, Fig. 5) ; un très jeune (Meyer, 1856, Pl. IX) a une longueur d'environ 3,5 cm.

OBSERVATION DU PLUS GRAND INDIVIDU.

*Carapace dorsale :* face dorsale (Meyer, 1852, Pl. XXIX) : fontanelles importantes entre les périphériques et les pleurales, depuis la nuchale jusqu'à la pygale. Pas d'indication de la présence de costulations radiaires. Sillons des écailles marqués nettement d'un double trait. Neurales postérieures hexagonales, à petits côtés latéraux antérieurs, régulières. Périphériques postérieures s'inscrivant dans un carré, avec des dents de scie sur les périphériques 10 et 11 et à peine amorcées sur les périphériques 8 et 9. Sillon postérieur de la Vertébrale 5 n'empiétant pas sur la pygale. Encoche pygale modérée, égale (d'après les figures) à la moitié de la demi-largeur maximum de la pygale. Face ventrale (Meyer, 1852, Pl. XXVIII) ; processus nuchaux s'étendant jusqu'à la périphérique 3. Plastron : Apophyses latérales longues et bords médiaux des os indentés. Jonction carapace dorsale-plastron figurée par Meyer comme s'étendant du début de la quatrième périphérique à l'extrémité postérieure de la septième ; il y a en fait un décalage du plastron par rapport à la carapace dorsale et d'après la figure de la Pl. XXVIII de Meyer, 1852, la jonction réelle du plastron se faisait entre le tiers postérieur de la périphérique 3 et les deux tiers de la septième. Os apparemment minces. Longueur entre les encoches axillaires et inguinales représentant apparemment 14,5 % au moins de la largeur du plastron. Encoche axillaire en U ouvert. Épiplastrons étroits et se poursuivant à l'arrière presque jusqu'au fond de l'encoche axillaire bien arrondie, leurs bords latéraux convergeant vers l'avant. Région Gulaire et symphyse épiplastrale inconnue. Hypoplastrons plus larges que les hyoplastrons. Encoche inguinale en V ouvert. Bords latéraux des xiphiplastrons convergeant vers l'arrière mais avec, dans la partie moyenne, un élargissement à partir duquel ils s'arrondissaient un peu.

Source : MNHN, Paris

Les proportions des différentes parties ne peuvent être chiffrées, faute de renseignements. Les figures ne comportent que des dessins et l'on peut craindre que des déformations aient pu être faites par le dessinateur.

Rapport crâne-carapace : la longueur du crâne jusqu'au condyle occipital est au plus de 5 cm, ce qui ne représente pas tout à fait le quart de la longueur de la carapace reconstituée par Meyer. Il est possible que tous les spécimens ne soient que des individus juvéniles, mais nous n'avons pas les moyens de nous en assurer.

### 2. — Spécimens de France.

a — *Chelydropsis* sp. = « *meilheuratiae* » Pomel, 1846? = *Ch. decheni*, Meyer, 1852?

L'espèce « *Emysaurus meilheuratiae* » a été créée en 1846 par Pomel sur le matériel provenant de la région de Saint-Gérand-le-Puy (Allier), gisement du Massif Central (Région 4, point 40 de la Fig. 53) comportant des niveaux d'âge Stampien et Aquitanien. Pomel la compare à *Chelydra* (= *Emysaurus*) *serpentina* : « Tortue très voisine de la Serpentine et appartenant au même genre... indique une espèce nouvelle parfaitement caractérisée par plus d'allongement dans son plastron mais moins d'ouverture dans l'échancrure des pièces médianes ».

Les deux caractères sont présents dans le genre *Chelydropsis* et la définition ne permet pas de caractériser une espèce dans le genre. Or les spécimens de Pomel sont perdus. Les collections du Muséum, à Paris, comportent douze fragments de petits Chélydridés, de la dimension de *Chelydropsis decheni* et un fragment de Chélydridé plus grand (dimension de *Ch. sanctihenrici*) provenant de Saint-Gérand. Un seul des fragments, reste d'un petit individu, est accompagné de la mention « Créchy » (point 41 de la Fig. 53), localité proche de Saint-Gérand. On ne sait pas si les pièces du Muséum proviennent du même gisement et si elles sont du même niveau que celles de Pomel; on ne peut pas les confronter à l'espèce de Pomel ni redéfinir celle-ci sur elles. On ne peut donc retenir l'espèce de Pomel et la distinguer des autres espèces.

*Localité et horizon stratigraphique.*

Région de Saint-Gérand-le-Puy (Allier), point 40, Fig. 53, et Créchy (Allier), point 41, Fig. 53. Stampien supérieur et/ou Aquitanien.

*Matériel :*

Saint-Gérand-le-Puy : MNHN, Coll. Milne-Edwards, 1883-18 : SG 331, pleurale 1 gauche, Pl. XXXVI fig. 4; SG 331, pleurales 6, 7 et 8 droites, Pl. XXXVI fig. 3; SG 336, fragment de pleurale 8 gauche; SG 335, périphérique 5 droite; SG 334, périphérique 8 droite; SG 338, hyoplastron droit, Pl. XXXVI fig. 5 et SC 333, fragment d'hypoplastron gauche d'un individu; SG 329, fragment médial d'hypoplastron gauche; SG 330, fragment d'humérus droit. MNHN, sans collection; un fragment latéral de pleurale, et un fragment médial d'hyoplastron droit. Créchy, MNHN, SG 328, un fragment latéral de pleurale.

DESCRIPTION.

D'après la description de Pomel, les spécimens de plastron de « *Ch. meilheuratiae* » étaient massifs médialement; le seul spécimen qui pourrait correspondre à la définition est le fragment d'hyoplastron droit, provenant d'une collection indéterminée et reste d'un individu plus grand que tous les autres. Il comporte le bord médial de l'os, avec des indentations épaisses et courtes qui venaient certainement s'appliquer étroitement à celles de l'hyoplastron gauche. À l'avant, le sillon huméropectoral traverse la face ventrale de l'os à 1 cm du bord antérieur, alors que la longueur médiane devait être environ de 8 à 9 cm.

L'angle du bord médial et du bord latéral, qui porte sur sa tranche la gouttière où s'appliquait étroitement l'épiplastron, est aigu, comme à Sansan et contrairement à *Ch. sanctihenrici* de l'Oligocène de Marseille étudié plus loin.

Petits spécimens : *carapace* : Pl. XXXVI fig. 3 et 4. Ils appartenaient à des individus dont les carapaces, petites, pouvaient atteindre 22 cm de longueur médiane. Il y a peu à dire sur ces pièces; le bord sinueux des pleurales postérieures et le dépassement des côtes (voir la côte de le pleurale 7, fig. 3), le bord médial biseauté et mousse de la périphérique 8 droite indiquent la présence de fontanelles entre pleurales et périphériques, mais il est probable que leur comblement s'effectuait avant que l'individu n'atteigne une très grande dimension, probablement vers 30 à 35 cm de longueur de carapace.

Source : MNHN, Paris

Les sillons des Vertébrales et des Costales sont profondément enfoncés et il n'y a pas de costulations radiaires (comparer les Fig. 3 et 1). *Plastron :* Hyoplastron (Pl. XXXVI, Fig. 5) : au bord latéral antérieur une rainure jusqu'à mi-longueur de l'os indique le lieu d'apposition de l'épiplastron; le bord médial est profondément indenté de même que le bord latéral du processus axillaire, brisé antérieurement. Il y avait des fontanelles entre les deux hyoplastrons et les deux hypoplastrons (fontanelle centrale), et aussi entre le plastron et la périphérique du pont au contact hyohypoplastral. L'angle entre le bord latéral antérieur et le bord médial est aigu comme sur le spécimen décrit plus haut.

COMPARAISON.

Les dimensions de ces petits spécimens sont celles d'un jeune et petit *Chelydra serpentina* actuel (mais avec un processus axillaire plus long) et celles d'un spécimen de *decheni*. Elles sont comparables à celles des spécimens provenant de Vernet chez lesquelles les pleurales sont ornées de costulations (voir plus loin). Le fait qu'à taille égale l'ossification soit un peu plus complète que celle des spécimens de *Ch. decheni* ne représente pas forcément une différence spécifique; par contre l'absence, comme chez celle-ci, de costulations radiaires par opposition aux spécimens de Vernet et de Marseille me semble plus significative. La forme des hyoplastrons et de la périphérique 8 l'écarte de l'espèce miocène *Ch. murchisoni*; il est possible que les restes de Saint-Gérand aient appartenu à l'espèce *decheni*, mais ce n'est pas prouvé; on peut même supposer que les petits individus à fontanelles (*decheni*) étaient les jeunes de l'espèce dont il ne reste qu'un fragment d'hyoplastron, correspondant peut-être à l'espèce que Pomel avait baptisée « *meilheuratiae* ».

b — *Chelydropsis* sp. des Phosphorites du Quercy.

*Localité et horizon stratigraphique :* Pech-du-Fraysse (Tarn-et-Garonne), Phosphorites du Quercy, Fig. 54, localité située entre Bach (point 74) et Gaylus (point 73). Stampien supérieur.

*Matériel :*

MNHN, coll. Pech-de-Fraysse : PFR 6186, dentaires, Pl. XXXVIII fig. 13; autres spécimens : pariétal gauche et postorbitaire droit, Pl. XXXV fig. 5 et 6; pleurale 2 ou 4 gauche; périphériques 2 et 5 gauches; humérus droit; fémur gauche.

DESCRIPTION.

Ces restes très partiels de petits ou de jeunes Chelydridae sont également comparables à *Ch. decheni*; leur détermination spécifique est impossible, mais les fragments de crâne nous fournissent des renseignements intéressants sur le genre.

*Carapace.*

La périphérique 2 gauche, un peu plus grande que celle de *Ch. decheni* (Meyer, 1852, Pl. XXVIII), est épaisse et presque carrée avec un bord latéral externe redressé. La face ventrale porte la gouttière du processus nuchal gauche de la nuchale, lequel se prolongeait dans la troisième périphérique [1]. La plaque est ornée de sillons confluant en polygones nets, comme chez la plupart des Chelydridae. La périphérique 5 gauche indique la présence de fontanelles latérales. La face dorsale de la plaque porte, près du bord externe latéral, un sillon très net; c'est probablement son équivalent qui a été interprété par Peters, chez *Ch. carinata*, comme l'indication d'un dédoublement des écailles Marginales; or, ce sillon est moins net que celui qui sépare les Marginales successives et qui d'ailleurs le traverse; un tel sillon existe chez d'autres Tortues dont *Chelydra serpentina* et *Kinosternon*; les Marginales n'en sont pas dédoublées pour autant; en aucun cas il ne peut être l'équivalent de celui qui limite les Marginales et les Supramarginales chez *Macroclemys*; il est présent chez tous les spécimens de *Chelydropsis* que j'ai observés.

1. Les processus nuchaux de la plaque nuchale sont toujours présents sur les carapaces de Chélydridés connues (voir Fig. 38). En dehors des Chelydridae, j'en ai observé chez *Kinosternon*, mais à vrai dire, ils y sont très peu développés par rapport à *Chelydra*, *Macroclemys* et *Chelydropsis*.

Source : MNHN, Paris

La pleurale, d'une largeur de 79 cm, est assez fortement bombée, avec la côte libre latéralement et un recouvrement incomplet par l'os dermique (présence de fontanelles entre les pleurales et les périphériques).

Chez les Chelydridae on peut suivre la progression du recouvrement de la côte par l'os dermique superficiel, au cours de la croissance, jusqu'à la disparition des fontanelles. D'abord, l'extrémité latérale de la côte dépasse largement l'os dermique superficiel de la pleurale ; puis on voit latéralement l'os dermique englober la côte suivant deux arcs de cercle, par chevauchement du bord antérieur pour le premier, du bord postérieur pour le second ; les deux chevauchements, dont les limites courbées s'opposent, viennent fusionner partiellement au-dessus de la côte ; voir p. ex. Pl. XXXVI fig. 1 et XXXVIII fig. 1, la pleurale 4 droite ; quand l'ossification est très poussée, les deux chevauchements englobent toute la côte jusqu'à son entrée dans la périphérique adjacente, de sorte que la fontanelle entre les plaques est comblée ; à la limite, les arcs de cercle ont disparu et la côte est complètement englobée dorsalement ; voir p. ex. Pl. XXXV, à gauche sur la Fig. 3.

Pas de costulations radiaires, mais des traces d'annuli de croissance parallèles comme on en voit par exemple chez la Tortue grecque ; leur impression est toutefois dirigée suivant un dessin différent de chez celle-ci : elle est très nette médialement au bord latéral de l'écaille Vertébrale qui recouvre en partie la plaque, et également postérieurement au sillon séparant les deux écailles Costales successives.

*Crâne :*

Pariétal gauche, Pl. XXXV fig. 5.

Mesures : largeur dorsale, à la suture avec le frontal : 7 mm ;
largeur, à la limite postérieure avec le postorbitaire : 11 mm ;
longueur médiane dorsale conservée : 24 mm.

En vue dorsale, le bord latéral de l'os diverge de l'avant vers l'arrière par rapport au bord médial, mais relativement moins que chez les genres américains de Chelydridae. On verra qu'il en est de même pour le pariétal de l'espèce *Ch. sansaniensis*, espèce de grande taille comme *Macroclemys*, Pl. XXXVIII fig. 10. De même que pour cette espèce la face dorsale est lisse et non crénelée (présence des seuls sillons vasculaires) contrairement à *Chelydra*. L'échancrure postérieure paraît avoir été modérée, mais le bord postérieur est en arc de cercle et non rectiligne. Il n'y a pas de bombement postérieur de l'os au-dessus de la « fosse temporale » supérieure et le crâne ne devait donc pas être nettement redressé à l'arrière. L'empreinte des sillons écailleux n'est pas conservée.

Postorbitaire droit, Pl. XXXV fig. 6 :

Mesures : largeur (projetée) à la transversale de l'arrière de l'orbite : 11 mm ;
longueur médiale présumée d'après le bord latéral du pariétal : 13 mm.

L'os est brisé à l'arrière mais on se rend compte qu'il était long, comme chez les genres américains, et séparait le pariétal du squamosal. En vue dorsale, la partie médiale est à peine concave, et lisse, ce qui indique que le bord de l'orbite n'était pas redressé, comme chez *Ch. sansaniensis*, Pl. XXXVIII 8 et 9, et contrairement à *Chelydra*. La courbure transversale est faiblement convexe, ce qui indique que les orbites étaient en position oblique, partiellement orientées dorsalement comme chez *Chelydra* et non tout à fait latérales comme chez *Macroclemys*.

Mais comme le bord postérieur orbitaire est relativement plus arqué que chez *Chelydra*, les orbites étaient plus ouvertes postérieurement vers le haut que chez ce genre, comme l'espèce de Sansan. Au bord médial antérieur, la limite frontal-préfrontal est imprécise mais on voit que le frontal était exclu du bord orbitaire, comme chez les autres Chelydridae.

En confrontant le pariétal et le postorbitaire on peut estimer que l'espace interorbitaire, entre les limites antérieures des deux postorbitaires, mesurait 19 mm et que la largeur projetée entre les extrémités latérales postérieures de ces deux os était de 35 mm environ : confronté à un crâne de *Chelydra* de dimension à peu près équivalente (65 mm jusqu'au condyle), à un crâne de *Macroclemys* (192 mm) et à la reconstitution du crâne de l'espèce de Sansan (Fig. 45), celui du Pech-du-Frayssе aurait eu, comme chez *Ch. sansaniensis*, un espace postorbitaire plus large que celui de *Chelydra*, mais avec des orbites orientées dorsolatéralement contrairement à *Macroclemys*. Comme chez *Chelydra*, le crâne était peu redressé vers l'arrière et n'était pas bombé, contrairement à *Ch. sansaniensis*

Source : MNHN, Paris

et *Macroclemys*. En revanche, comme ces deux derniers, il n'était ni concave ni crénelé, contrairement à *Chelydra* ; par ailleurs le crâne du Pech-dy-Fraysse s'oppose à *Ch. sansaniensis* et *Macroclemys* par l'absence de bombement postérieur ; son échancrure postérieure courbe peut être l'indice d'une différence taxonomique aussi bien qu'une marque de jeunesse, de même que l'absence de bombement postérieur.

— Mandibule, partie dentaire, Pl. XXXVIII fig. 13.

Mesures : largeur maximum entre les bords postérieurs latéraux des surfaces triturantes : 30 mm ;
largeur maximum des dentaires gauches et droits à l'arrière de la surface triturante : 6 et 6,5 mm ;
hauteur maximum du dentaire : 13,5 mm ;
hauteur du dentaire juste avant la montée du processus coronoïde, les deux bords de la surface triturante étant placés à l'horizontale : 6 mm ;
hauteur de la fosse dentaire externe : 8 mm ;
longueur maximum symphysaire : 9 mm ;
angle entre le bord latéral de la surface triturante et la montée vers le processus coronoïde : 145°.

Caractères : symphyse arrondie antérieurement sans bec redressé à l'avant ; surface triturante élargie à l'arrière, où elle est modérément concave ; dentaire haut à l'arrière, participant à un processus coronoïde élevé ; l'élévation vers ce processus se fait assez brutalement ; fosse dentaire externe haute, occupant presque toute la hauteur du dentaire à l'arrière.

Comparaison : on retrouvera ces caractères chez les spécimens de *Chelydropsis* de France ; ils semblent particuliers à ce genre et ne se retrouvent pas chez les seuls Chelydridae américains dont la mandibule est connue, *Chelydra* et *Macroclemys* : chez ceux-ci, la fosse dentaire externe est courte, très faible chez le second, et en position relativement plus élevée sur la face latérale du dentaire ; il n'y a presque pas de processus coronoïde. Chez d'autres Testudinoidea tels les Emydidae dont *Ptychogaster*, ou tel *Kinosternon*, la fosse dentaire existe mais il n'y a pas de processus coronoïde élevé chez les premiers, tandis que chez le dernier le processus est relativement moins haut ; si *Kinosternon* se rapproche de *Chelydropsis* par ces deux points, il s'en distingue par sa symphyse pointue et, ainsi que des autres Chelydridae, par sa surface triturante convexe.

Un caractère différencie cette mandibule et celle de l'espèce de Saint-Henri des espèces plus récentes de France (voir tableau 1, p. 270) : la surface triturante n'est concave que médialement à l'arrière : comparer les Fig. 7, Pl. XXXVI et 13 Pl. XXXVIII, aux Fig. 4 et 11, Pl. XXXVIII. D'ailleurs ces mandibules du Pech-du-Fraysse et de Marseille-Saint-Henri se ressemblent beaucoup et, chez elles, les caractères du genre sont un peu moins accusés que chez les mandibules des plus grandes formes trouvées à Artenay et à Sansan ; le bord latéral postérieur de la surface triturante est plus épais et la montée vers le processus coronoïde moins abrupte.

CONCLUSION : l'étude rapide des deux os du crâne et de la partie dentaire de mandibule du Pech-du-Fraysse montre donc : 1) l'originalité du genre *Chelydropsis* par rapport aux genres américains actuels ; 2) l'appartenance de l'espèce du Pech-du-Fraysse au même groupe que l'espèce *sanctihenrici* ; mais à cause de l'absence de costulations radiaires sur les restes de la carapace dorsale et étant donné leur insuffisance qualitative et quantitative, on ne peut placer les spécimens dans cette espèce et c'est pourquoi ils restent spécifiquement indéterminés dans le groupe *decheni*.

## B. Spécimens décorés de costulations radiaires : sous-groupe *sanctihenrici*.

### 1. — *Chelydropsis sanctihenrici* n. sp.

Synonymie : *Broilia massiliensis* Bergounioux, 1936 a *ex parte*.

Introduction : *Broilia massiliensis* a été créée sur un spécimen d'Emydidé : *Mauremys* (voir Chap. 1, p. 238) et trois échantillons de *Chelydropsis* provenant de Marseille-Saint-Henri. L'holotype désigné par l'auteur étant le spécimen de *Mauremys*, appartenant à une espèce valable dans le genre, le nom de *massiliensis* lui revient ; il est possible que les trois spécimens de *Chelydropsis* appartiennent à la même espèce qu'un échantillon provenant de Manosque, décrit par Bergounioux, 1936 a sous le nom de *Broilia manuascensis* ; en attendant la preuve de cette synonymie par la découverte de nouveau matériel à Manosque, je propose une nouvelle espèce pour les échantillons de Saint-Henri.

Source : MNHN, Paris

DIAGNOSE.

Carapaces de 30 à 40 cm de longueur médiane, massives et sans fontanelles. Carapace dorsale décorée de costulations radiaires sous les Vertébrales et sous les Costales médialement ; une carène médiane postérieure ininterrompue ; deux bourrelets latéraux limités médialement par des sillons Costaux profondément enfoncés de même que les sillons Vertébraux transversaux ; dents de scie postérieures modérément longues ; encoche pygale courte et étroite, sa largeur étant inférieure à la moitié de la plus grande largeur pygale ; sillon postérieur de la Vertébrale 5 n'empiétant pas sur la pygale ; nuchale à bords latéropostérieurs arrondis vers l'avant ; première neurale non élargie à mi-longueur ou n'apparaissant pas étrécie antérieurement ; neurales suivantes petites, irrégulières dans leurs proportions et dans leur forme ; chaque extrémité latérale des pleurales 3 à 8 correspondant à une périphérique. Plastron massif relié à la carapace dorsale par des processus épais à apophyses courtes et épaisses, s'imbriquant avec les périphériques du pont dans des fossettes particulièrement profondes et larges aux extrémités des processus ; processus axillaires et inguinaux s'étendant sur toute la longueur des plaques périphériques du pont, depuis la périphérique 3 (à partir de la moitié ou des deux tiers postérieurs de la longueur de son bord médioventral) jusqu'aux deux tiers de la périphérique 7 ; encoches axillaires en U ouvert, inguinales en V, relativement peu profondes (par estimation, la longueur du pont entre les deux encoches représente 15 à 20 % de la largeur totale du plastron) ; épiplastrons épais, étroits et courts dans la région Gulaire ; hyoplastrons relativement courts et médioantérieurement arrondis ; sillon huméropectoral ne coupant probablement qu'à peine ou pas du tout l'entoplastron (reconstitué) losangique, large et court ; xiphiplastrons inconnus.

Mandibule : contour antérieur arrondi ; montée du dentaire vers le processus coronoïde formant un angle de 140° avec la surface triturante ; hauteur de la fosse dentaire externe un peu supérieure à deux fois la hauteur du dentaire au-dessous de la fosse ; coin postérolatéral de la surface triturante épais, celle-ci n'étant pas élargie en avant du coronoïde, et étant concave à l'arrière du côté médial seulement.

*Localité et horizon stratigraphique.*

Marseille-Saint-Henri (Bouches-du-Rhône) ; Fig. 53, point 29. Marnes grises coquillères (sujettes à pyritisation) à passées ligniteuses. Oligocène supérieur (probablement Stampien supérieur).

*Matériel :*

Collection du Laboratoire de Géologie de l'Université de Lyon 1 : UL 1.

Holotype : 92837, carapace dorsale, Pl. XXV fig. 3, et Fig. 37.

Paratypes : 92453, partie antéromédiane de carapace dorsale ; 92859, portion de carapace dorsale ; 90332, portion de carapace dorsale avec restes du plastron et du bassin ; 92851, groupe de pièces extraites du même bloc, provenant probablement d'un même individu ; mandibule, Fig. 40, Pl. XXVI fig. 7 et Pl. XXVII fig. 6 ; une corne antérieure d'hyoïde, un fragment de bordure droite de carapace dorsale, un fragment antérieur d'épiplastron gauche, Pl. XXVII fig. 5, un hyoplastron droit, Pl. XXVI fig. 6, un fragment antérieur de xiphiplastron gauche probablement, Pl. XXVII fig. 4, un fragment de scapula droite, un humérus droit, un radius gauche, deux métacarpiens (I gauche et III droit), un radial gauche, un carpien distal droit, deux métatarsiens (II et III droits), un tarsien distal, des phalanges (doigt I, 2e et 3e ; doigt II, 1re, 2e et 3e ; doigt III ou IV, 1re) ; 90283, fragment antérieur gauche de carapace dorsale appartenant peut-être à l'individu précédent ; 90327[1], périphérique 11 droite et pygale ; 90328, périphériques 7, 8 et 9 droites ; 90329, périphériques 3, 4 et 5 droites ; 90330, nuchale partielle et périphériques 1 et 2 droites.

En outre : 5 groupes de fragments divers insignifiants.

DESCRIPTION.

Ce matériel est relativement complet, et j'inclus dans sa description la comparaison avec les deux espèces actuelles d'Amérique, bien des caractères comparés étant en fait ceux du genre.

*État du matériel :*

Restes de carapaces aplatis et plus ou moins déformés. Sutures, sillons et décoration nets. La partie postérieure du plastron et le crâne manquent. Les parties endommagées de l'holotype ont été complétées à l'aide des paratypes.

1. Ce numéro et les suivants appartiennent à des individus de dimensions égales ou à un seul individu.

Source : MNHN, Paris

*Dimensions.*

Les spécimens appartenaient à des individus adultes dont les carapaces mesuraient de 30 à 40 cm de longueur médiane. Ces dimensions sont celles que l'on peut trouver chez des adultes de *Chelydra serpentina*. Chez *Macroclemys temminckii*, de même que pour les espèces de *Chelydropsis* du groupe *murchisoni*, de telles longueurs correspondent à des individus plus jeunes et incomplètement ossifiés.

*Carapace dorsale, face dorsale :* Fig. 37 et Pl. XXXV fig. 3 ; d'après l'holotype, complété à l'aide des paratypes.

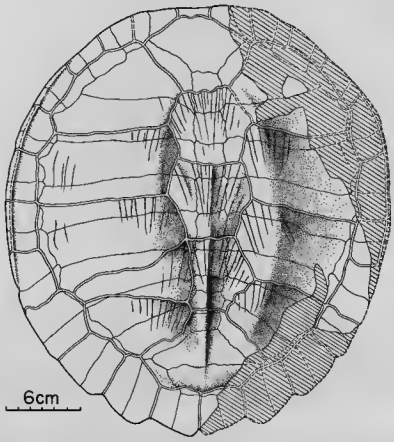



FIG. 37. — *Chelydropsis xanctihenrici* n. sp. ; Marseille — Saint-Henri, Stumpien ; UL 1, 92837, holotype, × 1/3.
Carapace dorsale, face dorsale ; noter la présence d'une écaille surnuméraire entre les Costales 3 et 4.

*Mesures :*

Holotype :
longueur médiane jusqu'à la transversale des pointes pygales : environ 340 mm ;
largeur maximum : 293 mm ;
longueur médiane, de l'extrémité antérieure jusqu'à l'extrémité postérieure de la Vertébrale 3 : 190 mm ;
Paratype 92453 :
longueur médiane estimée de 380 à 400 mm, d'après la longueur jusqu'à l'extrémité postérieure de la Vertébrale 3 (220 mm).

*Contour et morphologie générale :* ovale, sans encoche nuchale mais tronqué à l'avant comme *Chelydra*.

Les figures de l'holotype n'en rendent pas bien compte parce qu'au cours de la fossilisation les périphériques antérieures sont venues chevaucher la pleurale 1, donnant un aspect arrondi à l'avant. Le paratype 92453 est mieux conservé sur ce point. Les Fig. 1 et 2 Pl. XXXVIII, de l'espèce *sansaniensis* rendent compte de l'aspect réel du contour antérieur.

Source : MNHN, Paris

Bord postérieur non tronqué, comme chez *Macroclemys*. Carapace moins large que longue. Étant donné l'aplatissement subi, elle paraît plus large qu'en réalité ; elle était assez déprimée et moins bombée que *Chelydra*.

Une crête médiane allant de la neurale 3 à la pygale, fortement marquée dans les deux tiers postérieurs, sans interruption ni tubercules marqués (différence avec les actuels). Deux bombements latéraux symétriques affectant les pleurales près de la limite des écailles Vertébrales et Costales sans carène ni protubérance (contrairement à *Macroclemys*). Comme chez *Macroclemys* et tous les *Chelydropsis* les deux pointes postérieures de la pygale sont médiales par rapport aux sutures de cette plaque avec les périphériques 11, alors qu'elles coïncident avec ces sutures ou leur sont latérales chez *Chelydra* ; de ce fait, l'encoche pygale est relativement étroite et particulièrement ici ; elle a la forme d'un triangle isocèle dont la base est inférieure à la moitié de la plus grande largeur pygale ; on l'observe bien sur le paratype 90337 (comparer les Fig. 37 et 43). Contrairement aux espèces actuelles et à certains spécimens de Sansan, pas de bourrelet externe à la limite des Marginales et des Vertébrales, la bordure périphérique étant simplement plus ou moins redressée latéralement.

— *Caractère massif de la carapace :* au stade de croissance atteint par l'holotype et la plupart des paratypes, même un peu plus petits, il n'y a pas de fontanelles latérales entre les périphériques et les pleurales ; cependant chez le spécimen 90328 (périphériques 7, 8 et 9) de taille équivalente à celle de l'holotype, le bord médial des plaques est très invaginé de façon à loger les extrémités costales mais il est cependant émoussé, ce qui indique que la suture périphériques-pleurales n'était pas réalisée et que l'individu était susceptible de croissance ultérieure.

À partir de la périphérique 4 et jusqu'à la onzième, chaque pleurale coïncide avec une périphérique, alors qu'il y a un décalage progressif chez les espèces plus récentes du Miocène et chez les actuelles. Les extrémités latérales des côtes, complètement englobées dorsalement par l'os dermique, comme les parties médiales des pleurales, dépassent le bord latéral de celles-ci et les périphériques épousent le bord sinueux ainsi constitué (voir Fig. 37).

*Ornementation :* 1) Présence d'un réseau serré de fins sillons vasculaires plus ou moins anastomosés comme chez les espèces actuelles, formant de petits polygones très nets marginalement (voir p. ex. la nuchale de l'holotype). Chez les espèces actuelles, ces réseaux de polygones sont assez nets, surtout chez *Macroclemys*. 2) Médialement, sous les Vertébrales 2 à 5, à partir de l'avant de celles-ci, les neurales et pleurales sont assez finement côtelées ; les petites costulations convergent vers l'arrière des écailles où elles s'atténuent. Elles correspondent à l'impression des ondulations radiaires des écailles et sont toujours présentes à Saint-Henri, quoique plus ou moins émoussées. Latéralement, sur les pleurales, partant du sillon antérieur médial des écailles Costales 2 à 4, de semblables costulations divergent vers l'extérieur.

J'ai déjà dit que la présence de telles costulations n'est pas particulière à l'espèce de Saint-Henri ; elle se retrouve ailleurs en France jusqu'à l'Helvétien de Sansan (non compris) ; en revanche l'espèce-type *carinata*, burdigalienne ou helvétienne, pourrait en avoir eu. On a vu que l'espèce *decheni* en est dépourvue, ou tout au moins la littérature n'en fait pas mention.

*Remarques sur les plaques :*

Nuchale large, avec une Cervicale large comme chez *Chelydra* et un peu moins, relativement, que chez *Macroclemys*. Ses bords latéraux postérieurs sont rectilignes ou courbés vers l'avant et non vers l'arrière.

Neurales généralement hexagonales à petits côtés latéraux antérieurs ; sur l'holotype et le paratype 90332 ; petites, irrégulières dans leurs contours et éventuellement avec transfert d'un petit côté latéral antérieur d'une plaque au bord postérieur de la précédente d'où l'alternance d'une plaque à sept côtés et d'une plaque à cinq côtés ; irrégulières aussi dans leurs proportions, plus ou moins larges que longues ; chez le paratype 92453, après la neurale 1 grossièrement quadrangulaire, les neurales 2 à 6 sont régulièrement hexagonales et toutes sont plus longues que larges ; irrégulières aussi dans leur nombre par suite de la subdivision possible de la dernière neurale ou première suprapygale :

Source : MNHN, Paris

holotype : 9 neurales et 2 suprapygales ;
90332 : 9 neurales (suprapygales non conservées) ;
92852 : 9 neurales et 3 suprapygales ;
*Chelydra* (MNHN) 1870-465 : 9 neurales et 3 suprapygales ;
1889-200 : 9 neurales et 2 suprapygales ;
*Macroclemys* (MNHN) A3221 : 7 neurales et 2 suprapygales ;
1944-273 : 8 neurales et 2 suprapygales.

Neurale 1 : grossièrement quadrangulaire (holotype) ou presque hexagonale à petits côtés latéraux antérieurs, plus longue que large, non étrécie (holotype) ou à peine en avant (92453), sans élargissement médian ou postérieur.

Périphérique 2 : chez les quatre exemplaires où elle est conservée, rectangulaire presque carrée, son bord postérieur en contact avec la suivante est presque aussi long que son bord latéral externe.

*Remarques sur les écailles :*

Les sillons des écailles Costales et Vertébrales sont enfoncés dans la carapace, de sorte que celle-ci se casse suivant leurs limites. Les Costales empiètent sur toutes les périphériques. Sous leur partie latérale, les pleurales portent des traces d'annuli de croissance, parallèlement au bord latéral. La Vertébrale 5 n'empiète pas sur la pygale, son bord postérieur étant fixé sur la suprapygale précédente. Chez les individus des espèces actuelles observées, la suture suprapygale-pygale coïncide avec le sillon du bord postérieur de cette écaille, ou bien celle-ci empiète en V sur la pygale. De même, chez les espèces plus récentes de *Chelydropsis* (*sansaniensis*) la Vertébrale 5 empiète sur la pygale.

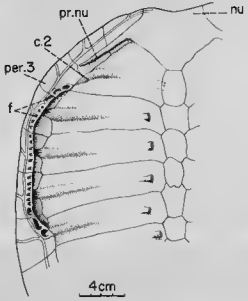



FIG. 38. — *Chelydropsis sanctihenrici* n. sp. ; Marseille — Saint-Henri, Stampien.
Carapace dorsale, face ventrale ; reconstitution de la région du pont et du processus nuchal à partir de plusieurs paratypes, dont une bordure périphérique UL 1, 92851, × 0,28.
*c.2*, extrémité latérale de la deuxième côte ; *f*, fossettes de réception des indentations plastrales ; *nu*, nuchale ; *pr. nu*, processus nuchal ; *per. 3*, périphérique 3.

Chez l'holotype, à gauche, il y a une écaille surnuméraire aberrante entre les Costales 3 et 4 et la Vertébrale 4 ; elle est formée aux dépens de celles-ci.

Le sillon dorsal est situé près du bord latéral externe des périphériques ; ainsi qu'on l'a déjà vu au Pech-de-Fraysse, ce sillon présent également chez *Chelydra* et *Kinosternon* est probablement celui qui a été interprété par Peters, chez *Ch. carinata*, comme preuve du dédoublement longitudinal des écailles Marginales. Sur la Fig. 37, on a indiqué ce sillon entre les Marginales 3 et 8 en pointillé. Chez *Ch. sansaniensis* il est parfois si net qu'on l'a indiqué en trait continu (Fig. 43). Rappelons que chez

Source : MNHN, Paris

*Macroclemys*, des Supramarginales sont présentes au-dessus des Marginales 5 à 8, mais avec un décalage par rapport à elles ; de plus la position haute du sillon séparant les Marginales et les Supramarginales ne coïncide pas avec celui du bord des périphériques de *Chelydra*, *Chelydropsis* et *Kinosternon*, qui marque simplement le redressement du bord des plaques ; on ne peut vérifier si, chez les fossiles, ce rebord coïncidait avec un dédoublement des écailles, mais je ne le pense pas.

*Carapace dorsale, face ventrale.*

*Nuchale :* Ses processus nuchaux (Fig. 38, pr.nu) se prolongent jusqu'à l'extrémité postérieure de la périphérique 2 (paratype 92859 et 90330) ou un peu en avant (90283), ne parvenant pas jusqu'à la côte 2 (c2) de la pleurale 1.

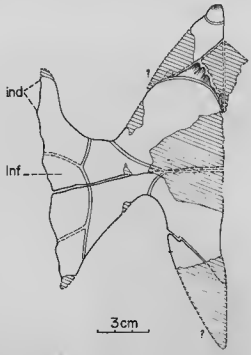



FIG. 39. — *Chelydropsis xanctihenrici* n. sp. ; Marseille — Saint-Henri, Stampien.
Demi-plastron droit, face ventrale ; reconstitution à partir de plusieurs paratypes, dont l'hyoplastron UL 1, 90332, × 3/7.
*ind*, emplacements d'indentations hyoplastrales brisées ; *Inf*, écaille Inframarginale.

*Pleurale 1 :* la côte qu'elle englobe principalement, considérée comme la 2e dorsale (Fig. 38, c2), est libre ventralement à son extrémité latérale qui se prolonge jusqu'aux deux tiers ou à la moitié de la périphérique 3 (per.3), intérieurement par rapport au rebord médial ventral de la plaque, là où celle-ci porte les premières fossettes (f.) du pont (pour la réception des processus axillaires).

Chez *Chelydra* et *Macroclemys*, les processus nuchaux sont plus longs ; ils se prolongent jusqu'à la moitié de la périphérique 3, dans la fossette de réception de la deuxième côte qu'ils rejoignent donc, le pont ne commençant qu'à la périphérique 4.

*Plastron :* reconstitué à partir de plusieurs échantillons Fig. 39, il reste hypothétique dans la région des xiphiplastrons et pour la longueur des épiplastrons.

Mesures du paratype 90332 :
longueur au fond de l'encoche axillaire : 21 mm ;
longueur au fond de l'encoche inguinale : 15 mm ;
longueur du processus axillaire : 70 mm environ ;
longueur du processus inguinal : 53 mm ;
largeur du plastron : 220 mm environ.

Source : MNHN, Paris

Le plastron est plus court que la carapace dorsale, massif, à os épais, à ornementation accusée (sillons anastomosés, polygones). La longueur minimum du pont entre les encoches axillaires et inguinales représente à peu près 16 % de la largeur maximum du plastron.

*Épiplastrons :* étrécis dans la région Gulaire (92851, Fig. 39 et Pl. XXXVII fig. 5) comme chez les espèces actuelles, *Ch. poena* Chkhkvadze, 1971 a de l'Oligocène du Kazakhstan oriental et *Protochelydra zangerli* Erickson, 1973 du Paléocène supérieur nord-américain; mais la partie Gulaire étrécie, protubérante, est courte à Saint-Henri et le bord antérieur est en biseau, ce qui réduit la longueur de la face ventrale. On a dessiné pour l'épiplastron une extrémité latérale postérieure courte à cause de la longueur de la rainure correspondante sur l'hyoplastron, mais il est possible qu'elle ait été plus longue. Il n'y a pas de recouvrement dorsal de l'entoplastron par la face supérieure des épiplastrons, contrairement aux espèces américaines actuelles, et les Gulaires sont exclusivement épiplastrales, contrairement à toutes les espèces américaines.

*Hyoplastrons :* d'après les spécimens 92851 (Pl. XXXVI fig. 6) et 90332 (Pl. XXXV fig. 4); l'hyoplastron est antérieurement arrondi à la limite du sillon huméropectoral, au-delà duquel s'élance vers l'entoplastron la partie apophysaire indentée épaisse. Une apophyse brisée, au bord antérolatéral de l'os, marque la limite dudit sillon qui passe alors sur l'épiplastron; l'obliquité du bord antérolatéral est faible et c'est en partie pour cela que j'estime que l'épiplastron était large et relativement court à l'arrière.

Processus et encoches axillaires : l'encoche est relativement peu profonde, par rapport aux espèces actuelles, et forme un U peu ouvert par rapport à toutes les autres espèces. Le rapport de la longueur minimum de l'hyoplastron à cet endroit et de la longueur du processus au bord latéral est de 30 à 32 % comme chez les espèces de *Chelydropsis* plus récentes (*sansaniensis* et *murchisoni*); or chez celles-ci le processus est relativement moins long qu'à Saint-Henri puisqu'il ne parvient pas comme ici jusqu'au tiers postérieur ou à la moitié de la périphérique 3; l'encoche est donc relativement moins profonde et si l'on rapporte la longueur minimum de l'hyoplastron à la longueur du bord externe de la périphérique 7, on voit qu'elle en représente 51 % à Saint-Henri, 33 % à Sansan, environ 35 % à Oeningen pour un *Ch. murchisoni* juvénile et 13,7 % chez *Chelydra*.

Chez les genres actuels, le processus axillaire est très court et l'encoche profonde; la longueur de l'hyoplastron au fond de celle-ci représente 36 à 47 % de la longueur du processus, chez *Chelydra*, mais ce dernier ne touche qu'une toute petite partie des périphériques du pont: le quart postérieur de la 3e et le début de la 4e. Chez *Macroclemys* le processus s'étend à l'avant jusqu'au début de la 3e. Chez les genres actuels, seule la peau recouvrant les processus et faisant le joint avec la carapace se prolonge jusqu'à la 1re périphérique du pont (périphérique 4). Chez les espèces plus récentes de Sansan et d'Oeningen, il y a également prolongement du processus par la peau jusqu'à la première périphérique du pont (périphérique 3).

La limite antérieure du processus atteint la transversale au point antérieur du sillon huméropectoral.

*Entoplastron :* non conservé, sa forme est déduite des os environnants; losangique, court et large antérieurement, probablement massif, à bords épais logeant les apophyses hyoplastrales épaisses dans des fossettes. Sa forme ne devait pas être très différente de celle de l'entoplastron d'Artenay (Burdigalien), Pl. XXXV fig. 1. Il devait être contourné postérieurement par le sillon huméropectoral.

*Hypoplastrons :* comme chez les autres espèces la partie médiale (Pl. XXXV fig. 4) est étroite par rapport à celle de l'hyoplastron.

Encoche et processus inguinaux : l'encoche est plus profonde que l'axillaire, comme chez tous les Chelydridae; elle forme ici un V moins ouvert que chez les espèces plus récentes. La longueur au fond de l'encoche (90332) représente environ 27 % de la longueur du processus (15 mm pour 55 mm) ce qui est peu différent des 20 à 25 % de *Chelydra* où le fond de l'encoche s'est approfondi en même temps que le processus se raccourcissait. La longueur médiane du plastron n'étant pas conservée, on ne peut lui rapporter les mesures des éléments du pont, ce qui serait plus intéressant. Les processus sont prolongés jusqu'aux deux tiers de la périphérique 7 approximativement, sur la transversale du bord postérieur médial de l'hypoplastron.

Chez *Chelydra*, le processus s'étend jusqu'au début de la périphérique 7 et chez *Macroclemys* jusqu'aux deux tiers environ de celle-ci, comme chez *Ch. sanctihenrici*.

Source : MNHN, Paris

La suture hyohypoplastrale atteint latéralement les deux tiers de la périphérique 5 ; pas de fontanelle à cet endroit, contrairement à *Chelydra* et comme chez les grands *Macroclemys* et l'espèce plus récente *Chelydropsis sansaniensis*.

La longueur entre les deux encoches, axillaire et inguinale, est difficile à estimer du fait de l'état du plastron incomplet et reconstitué à l'aide de plusieurs animaux ; je pense qu'elle représente environ 16 à 17 % de la largeur du plastron ; de toute façon c'est une proportion supérieure à celle des espèces plus récentes et des actuelles : 7 % chez *Chelydra* et 11 % chez *Macroclemys*.

En adaptation avec la vie aquatique, la carapace dorsale et le plastron des Chelydridae sont très aplatis, comme par exemple chez les Tortues marines ; les processus axillaires et inguinaux sont de ce fait en position oblique à peine relevée au-dessus de l'horizontale ou pas du tout (Chelydridae actuels), alors que chez les Tortues terrestres ou moins aquatiques (*Psychoguster*) la carapace est globuleuse et les processus verticaux. Du fait de leur position, les processus repoussent ainsi apparemment vers le milieu les encoches axillaires et inguinales, lesquelles sont profondes, et le plastron lui-même est, chez les Chelydridae, relativement étroit. L'ensemble a ainsi un aspect nettement cruciforme, comme chez d'autres Tortues aquatiques, ce qui a conduit Ckhikvadze à regrouper toutes ces formes en un sous-ordre des Cruciplastra (1973*a*).

*Contact plastron-carapace :* Fig. 38 et Pl. XXXV fig. 4.

Ainsi qu'on l'a vu ci-dessus, il s'établit entre les hyo- et hypoplastrons et les périphériques 3 (moitié ou deux tiers postérieurs) à 7 (deux tiers postérieurs). Les indentations latérales courtes et épaisses des processus axillaires (Pl. XXXVI fig. 6) et inguinaux du plastron se logent, par l'intermédiaire de la peau coriace qui recouvre le plastron, dans les fossettes et rainures de réception situées sur le bord ventral épais des périphériques du pont ; aux extrémités de celui-ci, ce sont des fossettes très arrondies et profondes, dans la partie moyenne ce sont de petites fossettes ou des rainures ; entre les fossettes ou rainures il y a des rugosités ; la peau aide à la cohésion de l'ensemble.

Chez les très grands *Macroclemys* observés (plus de 55 cm de longueur de carapace) on retrouve la même structure ; chez *Chelydra* et chez *Chelydropsis*, dans les petites espèces du type *decheni* et dans les grandes espèces plus récentes du type *murchisoni*, il n'y a pas de fossettes mais seulement des stries perpendiculaires au bord médial des périphériques, relativement plus mince.

*Xiphiplastrons :* le fragment figuré Pl. XXXVII fig. 4 a été rapporté à la partie latérale antérieure de cet os, bien qu'on puisse envisager son appartenance à la partie postérieure latérale de l'épiplastron droit ; cela ne changerait rien à la forme de ce dernier, mais s'il appartient au xiphiplastron cela signifie que celui-ci était plus étroit que dans la forme d'Artenay (voir Fig. 39 et Fig. 41) ; il se peut alors qu'il y ait eu comme sur l'espèce d'Artenay et chez *Ch. decheni* un élargissement postérieur de l'os avant l'étrécissement postérieur final.

*Remarques sur les écailles du plastron.*

Gulaires étroites et courtes : longueur médiane inférieure à la moitié de la symphyse épiplastrale.

Sillon huméropectoral contournant probablement le bord postérieur de l'entoplastron.

Comme chez tous les autres *Chelydropsis*, présence d'Inframarginales, probablement trois (Fig. 39), entre les Marginales et les Abdominales, occupant seulement la partie latérale des hyohypoplastrons, par suite de la jonction des Pectorales et des Fémorales comme chez les autres Chelydridae.

*Mandibule.*

Spécimen 92851 : Fig. 40, Pl. XXXVI fig. 7 et Pl. XXXII fig. 6.

État du matériel : la pièce est un peu déformée et incomplète à l'arrière ; à gauche, le coronoïde manque et le préarticulaire, incomplet, est écrasé contre le dentaire et le surangulaire, ce qui réduit la fosse de Meckel à une fente, et la partie du coronoïde limitant la facette articulaire fait défaut ; à droite, la partie postérieure de cette facette manque et les préarticulaire et coronoïde sont écrasés et incomplets à l'avant.

Mesures en mm :

| | |
|---|---|
| longueur maximum (par projection sur la ligne médiane) | 60 |
| largeur maximum (par estimation) | 52 |
| largeur maximum au bord latéral (externe) de la surface triturante | 55 |
| largeur maximum des dentaires gauche et droit à l'arrière de la surface triturante | 11 et 10 |

Source : MNHN, Paris

| | |
|---|---|
| hauteur du dentaire juste avant la montée vers le processus coronoïde, les deux bords de la surface triturante étant placés à l'horizontale | 13 |
| hauteur maximum du dentaire gauche | 23 |
| hauteur maximum du processus coronoïde droit | 24 |
| hauteur du dentaire, de la base de la fosse dentaire externe jusqu'au processus coronoïde | 23 |
| longueur maximum de la symphyse | 16 |
| angle formé par le bord externe de la surface triturante et la montée du processus coronoïde | 130° |

La partie dentaire de la mandibule ressemble à celle du spécimen du Pech-du-Fraysse décrit précédemment (voir tableau 16, p. 270). Par suite de ses dimensions un peu plus grandes, les traits caractéristiques du genre sont un peu accentués : 1) surface triturante plus concave ; 2) élévation postérieure vers le processus coronoïde plus forte et suivant une pente un peu plus abrupte ; 3) fosse dentaire externe plus concave et relativement plus haute. Mais, comme sur le spécimen des Phosphorites du Quercy, le coin latéral postérieur de la surface triturante reste épais et cette dernière est moins concave médialement à l'arrière que chez les spécimens stratigraphiquement plus récents (Faluns savignéens, Artenay, Sansan) et contrairement à eux, non élargie en avant du coronoïde.

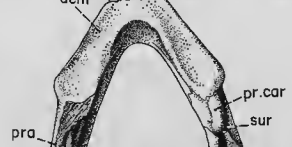



Fig. 40. — *Chelydropsis sanctiherici* n. sp. ; Marseille — Saint-Henri, Stampien ; UL 1, 92851, paratype, × 1. Mandibule, vue dorsale. *a. art, area articularis mandibularis ; dent*, dentaire ; *f. m, fossa meckelii ; pra*, préarticulaire ; *pr. cor, processus coronoideus ; pr. ret, processus retroarticularis ; sur*, surangulaire.

Comme au Pech-du-Fraysse (Pl. XXXVIII, fig. 13), la symphyse est arrondie, longue et ne forme pas de bec dressé.

En vue latérale (Pl. XXXII fig. 6) on remarque à partir du coin antéroinférieur de la fosse dentaire externe vers le bas et l'avant, la limite postéro-inférieure du bec corné, qui enveloppe le dentaire bien au-delà de la symphyse. Dans le coin désigné se trouve, comme sur la mandibule du Pech-du-Fraysse, le *foramen dentofaciale majus*.

Chez *Macrocémys* la limite du bec corné est marquée par une crête qui n'existe ni chez *Chelydra*, ni chez *Chelydropsis* ; chez les deux actuels, du fait de la moins grande extension inférieure relative de la fosse dentaire externe, le *foramen dentofaciale majus* est situé plus haut.

Le processus coronoïde, conservé à droite, est épais et arrondi ; le coronoïde qui le constitue principalement dépasse un peu le dentaire en hauteur. Partie articulaire (Fig. 40) comme chez les actuels : l'*area articularis mandibularis* est constituée par le préarticulaire et l'articulaire (voir à gauche) et le surangulaire (voir à droite) ; en arrière de cette facette, bosselée, s'imbriquant dans la facette articulaire du carré, se trouve un *processus retroarticularis* long et dirigé dorsopostérieurement en une facette concave visible en vue dorsale.

Chez les genres actuels la facette concave du processus est complètement orientée vers l'arrière, à angle quasiment droit par rapport à l'*area articularis mandibularis*.

Source : MNHN, Paris

Remarque : si la mandibule appartient au même individu que le reste de la carapace du bloc 92851, le rapport longueur mandibule-longueur carapace (estimée à 340 mm) est de 17 à 18% c'est-à-dire proche de celui d'un spécimen de *Chelydra* ; 18,6% (pour une carapace de 387 mm).

*Ceinture et membres.*

Ceinture scapulaire : le fragment 92851, comportant une partie de la scapula et du procoracoïde montre que l'angle formé par les deux éléments est le même que chez *Chelydra*.

Humérus : le seul conservé (92851), provenant du côté droit, a sa face supérieure écrasée distalement et le grand tubercule latéral incomplet. Sa longueur sagittale maximum (de la tête à la face radiale) est de 70 mm et la largeur de la tête à sa base, est de 16 mm. Si cet os appartient au même individu que le reste de carapace 92851, le rapport longueur humérus-carapace est de 20% environ, c'est-à-dire un peu inférieur à celui de *Chelydra* (22% pour une carapace de 220 mm et 24,2% pour une carapace de 387 mm).

L'angle d'ouverture entre les deux tubercules est le même que chez les genres actuels ; le petit tubercule (crête deltopectorale) est relativement fort à sa base externe où se trouve une zone d'insertion musculaire saillante, comme chez les individus actuels adultes.

Restes de la main et du pied ; même morphologie des éléments isolés conservés que chez *Chelydra*.

COMPARAISON DE *Ch. sanctihenrici* ET DES AUTRES ESPECES FOSSILES.

Ainsi qu'on l'a vu dans l'introduction à ce chapitre, l'espèce de Marseille-Saint-Henri fait partie du groupe *decheni*, par opposition au groupe *murchisoni* à épiplastrons larges antérieurement.

*Comparaison avec Ch. decheni.*

Elle s'en distingue par ses plus grandes dimensions et son ossification plus poussée ; carapace plus grande, massive et sans fontanelles, os épais, plastron plus massif. On peut estimer que ceci est dû au fait que les spécimens de *Ch. decheni* sont juvéniles, à moins que cette espèce allemande n'ait jamais été très ossifiée. Il faudrait réviser celle-ci pour faire apparaître des différences ou ressemblances dans les proportions des éléments ; il semble que chez *Ch. decheni* le pont ait été relativement moins long entre les encoches axillaire et inguinale ; en outre, d'après la largeur supérieure de l'encoche pygale de *Ch. decheni*, celle-ci semble plus récente que l'espèce *sanctihenrici* ; ces différences s'ajoutent à la différence d'ornementation dans la présence de costulations radiaires sur la carapace dorsale et permettent de justifier la distinction spécifique.

*Comparaison avec les espèces d'Asie.*

Par l'étroitesse des épiplastrons dans la région Culaire l'espèce de Saint-Henri est comparable à *Ch. minax* ; elle s'en distingue par l'épaisseur plus forte de cette région et par ses dimensions réduites (ce qui n'a peut-être pas de valeur), par sa crête médiane non crénelée ; en fait l'espèce *minax* ne m'est pas suffisamment connue pour que je puisse en dire plus.

*Comparaison avec Ch. « manuascensis »* Bergounioux, 1936 a.

Sous le nom de *Broilia manuascensis*, Bergounioux (1936 a, *B.S.C.F.*, t. 6, p. 59-62, Pl. VII) a décrit un unique spécimen inclus dans un bloc de lignite et provenant d'un gisement oligocène de Manosque (Alpes-de-Haute-Provence). Cet holotype, conservé dans la collection de l'Institut Dolomieu, Université de Grenoble, n'a pas été dégagé ventralement et son plastron est inconnu. La face dorsale, dont la moitié antérieure manque, est principalement connue par la seule empreinte des plaques ; de celles-ci, il ne reste que les périphériques 9 à 11, la pygale, les suprapygales et 5 ou 6 neurales. Cette carapace (réduite à 3/7 et non à 2/7 sur la planche de l'auteur) devait atteindre 30 à 35 cm de longueur médiane. On a vu plus haut que sous le nom de *Broilia massiliensis* Bergounioux avait réuni des restes de *Mauremys* (*M. massiliensis*) et de *Chelydropsis* (*Ch. sanctihenrici*) : dans la description de « *Broilia manuascensis* » Bergounioux compare son spécimen à l'espèce de Saint-Henri, justement à cause des traits communs aux deux catégories de spécimens, traits qui sont le fait du genre *Chely-*

Source : MNHN, Paris

*dropsis* ; mais il est difficile de s'en rendre compte d'après ses textes et ses figures (fondées sur le spécimen de *Mauremys* dans le cas de *B. massiliensis*) si l'on n'a pas vu les échantillons de Marseille.

En fait, l'échantillon de Manosque est insuffisant pour définir une espèce et c'est pourquoi la comparaison est délicate et m'oblige à créer un nouveau nom pour les spécimens de Saint-Henri.

Ressemblances : 1) dimensions équivalentes ; 2) pas de fontanelle et coïncidence de chaque pleurale avec une périphérique ; les côtes sont libres uniquement à leurs extrémités où elles pénètrent dans les fossettes des périphériques ; 3) indentations du bord postérieur de la carapace (malheureusement brisées dans la région pygale) ; 4) neurales hexagonales à petits côtés latéraux antérieurs, à contours irréguliers ; 5) carène médiane postérieure ; 6) bombements latéraux près de la limite des Costales et des Vertébrales, lesquelles sont très profondément limitées, si bien que même sur le moulage interne on voit leur impression ; 7) même décoration : sillons polygonaux par places, stries radiaires. Tout ceci montre que l'on est probablement en présence d'un *Chelydropsis* identique ou voisin de celui de Saint-Henri ; l'absence de plastron ne permet pas de s'en assurer.

*Comparaison avec les espèces américaines.*

On a déjà vu les différences de *Ch. sanctihenrici* et des Chelydridae actuels. Seule *Protochelydra zangerli* peut encore lui être comparée ; cette espèce appartient déjà à la lignée des espèces actuelles, semble-t-il, par certains caractères du crâne (pariétal, ptérygoïde) et par la forme des épiplastrons et la position des sillons huméropectoraux. Ce qui est intéressant, c'est de constater qu'à l'origine aussi bien la lignée américaine que la lignée eurasiatique ont des épiplastrons étroits antérieurement ; ils le sont encore actuellement chez les formes américaines alors qu'ils se sont élargis chez *Chelydropsis* ; d'autre part chez les espèces américaines les xiphiplastrons ont toujours été étroits alors qu'ils ont d'abord été plus larges en Europe et se sont étrécis ensuite dans le groupe *murchisoni* (pas de renseignements à ce propos pour les espèces asiatiques). Toutefois l'histoire des Chelydridae en Eurasie est inconnue jusqu'au Stampien, alors que la lignée américaine est connue depuis le Paléocène. Une autre ressemblance entre les deux lignées est la proportion des processus inguinaux : chez *Protochelydra*, ils sont massifs et longs, à apophyses courtes et épaisses comme chez *Chelydropsis sanctihenrici* ; c'est encore une raison pour laquelle je pense que *Ch. decheni*, à processus plus fins, est plus récent que *Ch. sanctihenrici* : en accord avec Chkhikvadze 1971 (a), je pense que les deux lignées ont débuté par des formes plus massives dans la région des ponts qui se sont allégés par la suite ; *Chelydra*, plus allégé que *Macroclemys*, particulièrement dans la région des processus axillaires, serait plus évolué sur ce point.

**2. — *Chelydropsis* sp. :**

*Spécimens indéterminés, en relation possible avec Ch. sanctihenrici, ou intermédiaires entre lui et le groupe murchisoni*[1].

a. — RÉGION DU SUD-OUEST DE LA FRANCE : BASSIN D'AQUITAINE-LANGUEDOC.

LA MILLOQUE (Lot-et-Garonne) : Fig. 54, point 29. Stampien supérieur.

*Matériel :*

Collection de l'Université de Poitiers, LM.1966.R.15, récolte Michel Brunet : un fragment de processus axillaire droit ou de processus inguinal gauche.

*Description :*

Représenté Pl. XXXVI fig. 8 comme fragment d'hyoplastron : c'est un processus du pont épais (longueur du bord latéral 55 mm, épaisseur au coin postérieur 10 mm) et massif.

Le bord médial est arrondi ; ce qui reste de l'encoche amorce la forme d'un U et non d'un V et c'est pourquoi on peut le considérer comme processus axillaire. L'encoche était peu profonde, relativement aux espèces du Miocène, les indentations latérales sont courtes et épaisses et devaient se loger dans

1. Les spécimens seront examinés par régions et dans l'ordre stratigraphique.

Source : MNHN, Paris

des fossettes d'un bord épais des périphériques correspondantes ; il n'y avait pas de fontanelle latérale. Le fragment porte les sillons de deux écailles Inframarginales, latéralement par rapport à l'écaille Abdominale.

Ce spécimen ressemble beaucoup au processus axillaire de l'espèce *sanctihenrici* par son épaisseur et ses contours : ainsi qu'on le verra plus loin, le gisement d'Artenay (Burdigalien) a fourni une autre espèce à processus épais (Fig. 41) mais dont l'encoche axillaire forme un U plus ouvert : il est difficile de faire la part des variations et spécifiques sur si peu de matériel.

PECHBONNIEU (Haute-Garonne) : Fig. 54 ; point 38, Stampien supérieur.

*Matériel :*

MNHN, Coll. Noulet : une périphérique 8 droite.

*Description :*

Plaque presque carrée (44 mm de longueur maximum et 42 mm de largeur maximum) à face supérieure convexe : de dimension comparable à celles des spécimens de *Ch. sanctihenrici* et reliée, comme chez cette espèce, par suture à la pleurale correspondante : pas de fontanelle pour un individu de 30 à 35 cm de longueur de carapace.

FAJAC-LA-RELENQUE (Aude) : Fig. 54, point 69, Aquitanien ou Stampien supérieur.

*Matériel :*

MHNT, une carapace dorsale partielle.

Description.

État du matériel : la spécimen n'est dégagé que sur sa face dorsale. La partie gauche fait défaut. La surface est érodée. Excepté à l'avant et à droite la bordure périphérique se confond avec la gangue et les dents de scie postérieures sont à peine perceptibles. La nuchale est très usée. La série neurale (8 plaques conservées) est nette. Les deux suprapygales et la pygale sont usées en surface et incomplètes. Les limites des pleurales ne sont pas très nettes latéralement.

Dimensions : longueur médiane estimée à 320 mm,
largeur maximum estimée à 330-340 mm,
ce qui représente un fort aplatissement au cours de la fossilisation.

Caractères déterminants : carapace massive, sans fontanelle, construite suivant le modèle de l'espèce *sanctihenrici*. Bord des périphériques redressé. Neurale 1 étrécie à l'avant, quadrangulaire et non hexagonale. Neurales hexagonales à petits côtés antérieurs latéraux, pas plus larges que longues, sauf la huitième. Costulations radiaires sous les Costales et les Vertébrales comme à Vernet et à Saint-Henri.

Détermination : le spécimen ressemble beaucoup à ceux de l'espèce *sanctihenrici* par sa décoration et l'absence de fontanelles chez un individu de même dimension. Mais la régularité des neurales et l'étrécissement antérieur de la neurale 1 le rapprochent des espèces plus récentes du groupe *murchisoni*. En l'absence de plastron, on ne peut en dire plus.

b. — RÉGION CENTRE — AUVERGNE.

PONT-DU-CHÂTEAU (Puy-de-Dôme), Mine des Rois, Fig. 53, point 31. Stampien supérieur (comme Coderet et La Milloque).

Matériel ;

Université de Lyon, récolte Mein : un fragment médian de carapace dorsale que j'ai vu en cours de dégagement m'a semblé pouvoir appartenir au genre *Chelydropsis* et comporter des stries radiaires.

VERNET (Allier) : Fig. 53, point 42. Stampien ou Aquitanien.

Matériel :

MNHN, don A. F. de Lapparent : divers fragments de carapace dorsale provenant de plusieurs individus dont certains ont été associés pour reconstituer une carapace dorsale, Pl. XXXVI : 1) fragments de pleurales : 1, 2 et 3 gauches, VER 21, fig. 1 ; 4 ou 6 gauche, VER 22 ; 3 ou 5 gauche, VER 13, fig. 1 ; 5 droite ?, VER 16 ; 4, 5, 6 droites, VER 20, fig. 1 ; 2) pleurales : 6, 7, 8 gauches VER 23, fig. 1 ; 8 gauche, VER 15 ; 1 droite, VER 18, fig. 2 ; 1 gauche, VER 11 ; 3) périphé-

Source : MNHN, Paris

riques : 1 gauche, VER 19, fig. 1; 4, 5, 6 gauches, VER 24, fig. 1; 9, 10 droites, VER 17, fig. 1; 8, 9 gauches juvéniles, VER 12; 4) fragments de périphériques de la région du pont : VER 14.

Description.

Aucun spécimen n'appartient à un individu de plus de 23 cm de longueur médiane de carapace : on retrouve ici les dimensions de *Ch. decheni*. Je ferai trois remarques : 1) sur la reconstitution de la Pl. XXXVI, fig. 1, on a figuré des fontanelles latérales jusqu'à la sixième pleurale seulement parce que le bord latéral des pleurales suivantes et le bord antéromédial des périphériques postérieures sont massifs et semblent indiquer une plus forte cohésion entre les deux catégories de plaques que chez *Ch. decheni*. Cela semble indiquer qu'une petite carapace pouvait être déjà très ossifiée, comme cela arrive d'ailleurs chez *Ch. serpentina*, et que par conséquent l'espèce ne devait pas atteindre localement des dimensions très grandes (c'est-à-dire pas celles d'un *Chelydropsis* du groupe *murchisoni* ou d'un *Macroclemys* actuel) : ceci n'est qu'une hypothèse; 2) le fragment de bordure périphérique (plaque 4, 5 et 6 gauches) figuré à côté de la reconstitution de la Pl. XXXVI fig. 1, est placé non pas en position anatomique, mais un peu de côté afin de montrer la netteté du sillon occupant le bord externe redressé de la face supérieure des plaques; sur la reconstitution, on a représenté ce sillon comme si, en réalité, il divisait longitudinalement les Marginales mais l'on a vu que ce n'est qu'une hypothèse peu vraisemblable d'après les Chelydridae actuels et *Kinosternon*; 3) sur tous les fragments de pleurales conservés dans leur partie médiale, apparaissent très nettement les petites costulations radiaires présentes sur les spécimens de Marseille et de Manosque notamment; on peut comparer aussi les pleurales 6, 7 et 8 gauches de cette figure aux pleurales 6, 7 et 8 droites de Saint-Gérand-le-Puy, Fig. 3, pour remarquer la différence de décoration entre elles; à Vernet comme à Marseille (Pl. XXXV), outre les costulations radiaires, les sillons séparant les Costales et les Vertébrales sont enfoncés et sinueux alors qu'ils sont rectilignes, plus larges et par places dédoublés à Saint-Gérand.

On manque d'éléments (plastron surtout) pour déterminer les spécimens de Vernet, mais cette décoration les rapproche de l'espèce *sanctihenrici*, bien que les dimensions soient celles de l'espèce *decheni*.

c. — RÉGION OUEST : FALUNS D'ANJOU ET SABLES DE L'ORLÉANAIS.

FALUNS SAVIGNEENS : Fig. 51, localité de Denezé-La Brosse, point 9, et Pontigné, point 8, Maine-et-Loire. Burdigalien ancien, en partie repris à l'Helvétien inférieur.

*Matériel :*

MNHN, récoltes Ginsburg : 11 pièces isolées de la carapace dorsale; FS 4027, neurales, FS 4188, fragment de neurale; neuf périphériques : FS 4096, 1re droite; FS 4213, 3e gauche; FS 4067, 4e droite; FS 4103, 6e droite; FS 4101, 6e gauche; FS 4093, 7e droite; FS 4209, 8e gauche; FS 4074, 9e gauche; FS 4089, 11e droite; deux fragments de plastron (Pontigné) : FS 4338 et 4394.

Collection Janvier, Denezé-La Brosse : une neurale, un fragment de processus hyo- ou hypoplastral, un fragment d'hyoplastron (probablement), trois fragments de dentaire, deux fragments de fémur.

*Description.*

On se trouve en présence d'éléments provenant d'individus de dimensions très variées; le plus petit était un peu plus grand que le spécimen de *Ch. decheni* figuré par Meyer, 1852, Pl. XXVIII, d'après la périphérique FS 4096 (27 × 27 mm), le plus grand de dimension supérieure à *Ch. sansaniensis* d'après la neurale (coll. Janvier) de 56 mm de long.

*Carapace :* comme dans le groupe *decheni-sanctihenrici*, les périphériques antérieures, dont la première, sont carrées et non rectangulaires; les périphériques du pont portent de grandes fossettes au bord médial épais; les Neurales portent de fines costulations radiaires et toutes les plaques périphériques portent une décoration très accusée de sillons vasculaires polygonaux; les fragments de processus plastraux sont très épais, à apophyses courtes comme à Marseille et à La Milloque et d'une façon générale les pièces sont très épaisses; exemple : 1) Neurale (coll. Janvier), 9 mm au bord antérieur pour 52 mm de longueur médiane; périphérique FS 4067 : 12 mm au bord médial ventral pour 53 mm de longueur au bord externe.

Source : MNHN, Paris

Par suite de l'épaisseur, les plaques postérieures périphériques sont à peine dentelées, les plaques du pont ont un bord externe très arrondi et sans sillon marginal, la jonction plastron-carapace était très ferme, avec fossettes et indentations épaisses.

*Restes de mandibule* (partie dentaire), voir tableau 16 de comparaison avec d'autres gisements : l'un (1°), est à peine supérieur en dimensions à celui du Pech-du-Fraysse, et relativement aussi gracile ; les deux autres sont plus grands que ceux du Pech-du-Fraysse et de Saint-Henri, mais semble-t-il relativement plus large ; il semble que plus la mandibule est grande, plus la croissance en largeur l'emporte sur celle en longueur et qu'en outre les mandibules des faluns savignéens, comme celles d'Artenay, sont particulièrement larges, par comparaison avec celles des espèces stratigraphiquement plus anciennes et même avec celles de Sansan, plus récentes. Par suite de l'état incomplet de la plupart des spécimens, il est difficile de donner des rapports de mesure précis rendant compte de cette hypothèse (voir tableau 16).

TABLEAU 16. — (Mesures en mm). Comparaison de dentaires de *Chelydropsis*.

| | Pech-du-Fraysse | | Saint-Henri | | Faluns savignéens | | | Artenay | Sansan |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | g. | d. | g. | d. | (1) | (2) | (3) | ART 1471 | SA 2012 |
| 1. Largeur max. du dentaire à l'arrière de la surface triturante | 6 | 6,5 | 11 | 10 | 10 | 20 | 19 | 24 | 23 |
| 2. Distance bord médian postérieur symphysaire → coin latéral postérieur de la surface triturante | 17 - 18 | | 25-26 | | 19 | 33 max. | 29 (est.) | 38 à 40 (est.) | 40 (est.) |
| 1. / 2. rapport % | 35-33 (= 35 à 38) | 38-36 | 42-44 (38,5 à 44) | 40-38,5 | 52,5 | 60 min. | 65 (env.) | 63 à 60 | 57,5 (env.) |

Ce qui est certain, c'est qu'à partir des Faluns savignéens les surfaces triturantes, même chez le plus petit (1°) (plus petit que celui de Saint-Henri), sont élargies en avant du coronoïde et plus creusées à l'arrière latéralement, la montée dentaire vers le processus coronoïde (115° pour le petit spécimen (1°)) se faisant plus abrupte.

*Conclusion :* la largeur et l'épaisseur particulière des deux plus grands spécimens de mandibule des Faluns, dépassant en longueur celui de Saint-Henri, vont de pair avec les grandes dimensions atteintes par les restes de carapace. On retrouvera la même chose à Artenay. Ensuite, à Sansan, les longueurs seront également fortes par rapport à celles de Saint-Henri et les autres gisements du Stampien-Aquitanien, mais les épaisseurs seront relativement plus faibles.

A côté de *Chelydropsis*, d'autres Tortues des Faluns (*Ptychogaster*, *Testudo*) atteignent également des épaisseurs considérables ; si des conditions de milieu ont été particulièrement favorables à l'ossification en épaisseur, on ne peut en tenir compte pour la détermination, ce phénomène n'ayant pas for-

Source : MNHN, Paris

cément entraîné une mutation spécifique. Les spécimens des faluns savignéens, comme ceux d'Artenay et de Suèvres qui suivent, sont trop incomplets pour être déterminés spécifiquement ; toutefois j'estime qu'une évolution s'est faite à l'intérieur du genre *Chelydropsis* ainsi qu'on le verra après l'examen de tous les spécimens de France, et que même s'ils ne peuvent être déterminés spécifiquement, ceux des Faluns appartenaient à une espèce intermédiaire entre celle de Saint-Henri et celle de Sansan ; plus proche de la première par les proportions des périphériques antérieures presque carrées, les contacts plus forts entre carapace et plastron, la présence de costulations radiaires, plus proche de la seconde par les plus grandes tailles atteintes par les adultes et la morphologie de la surface triturante des mandibules.

ARTENAY (Loiret), Sables de l'Orléanais, Fig. 51, point 13. Burdigalien moyen.

*Matériel :*

Carapace dorsale : périphériques : 1 gauche, ART 1489 ; 2 droite partielle : ART 1478 ; 3 droite, ART 1476 ; 6 gauche, ART 1474 ; 7 gauche partielle, ART 1475 ; 8 droite partielle, ART 635 ; 10 droite, ART 1479 ; 11 droite ?, ART 1477 ; pleurales : fragment médial ART 663 ; plastron : entoplastron, ART 663, Pl. XXXV fig. 1 ; hyoplastron gauche partiel juvénile, ART 673 ; hyoplastron gauche, processus axillaire, ART 1472 ; hypo-xiphiplastron droit, ART 672, Pl. XXXV fig. 2 ; crâne : pariétal gauche partiel, ART 610, Pl. XXXVII fig. 7-8 ; ptérygoïde gauche, ART 1473, Fig. 42 ; dentaire droit, ART 1471, Pl. XXXVII fig. 9-10 et gauche, ART 611 ; scapuloprocoracoïde droit partiel, ART 674 ; fragment proximal d'humérus droit, ART 582.

*Dimensions :*

Les fragments de carapace et de plastron appartiennent à des individus de taille modérée ; les plus petits étaient un peu plus grands que *Ch. decheni*, Meyer, 1852, Pl. XXVIII, comme ceux des Faluns savignéens ; les plus grands proviennent d'individus comparables à ceux de Saint-Henri. En revanche les deux fragments de mandibule ont appartenu à de plus grands individus, comme il y en avait dans les Faluns savignéens, et comme on en trouvera à Sansan.

*Description :*

*Carapace.*

Carapace dorsale, périphériques : la première gauche (ART 1480) est presque carrée (bord externe : 36 mm ; bord postérieur : 33 mm) ; la gouttière du processus nuchal est particulièrement étroite. La deuxième droite (ART 1478), partielle, porte le prolongement de la gouttière, profonde et étroite, du processus nuchal au plus jusqu'au 2/3 postérieurs ; épaisse (13 mm au bord postérieur pour une longueur de 45 mm environ au bord externe), son bord ventral est ourlé marginalement. La troisième droite (ART 1476) est également épaisse (12 mm au bord antérieur pour une longueur de 46 mm au bord externe) et son bord latéral externe est redressé sans marque nette de sillon marginal ; le bord ventral porte la première fossette de réception d'indentation hyoplastrale, arrondie, au-dessus de la gouttière de réception de la côte de la première pleurale. Ces trois plaques étaient unies par suture à la pleurale 1, donc pas de fontanelle latérale.

Les périphériques suivantes, provenant également de divers spécimens et donc plus ou moins grandes, montrent la cohésion carapace-plastron à l'aide de fossettes profondes dans la région du pont et l'absence de fontanelle latérale chez les individus de dimensions comparables à celles de l'Holotype de l'espèce *sanctihenrici* (30-35 cm de longueur de carapace). De plus tous ces échantillons sont relativement épais, comme ceux des Faluns savignéens.

Plastron :

Entoplastron, ART 638, Fig. 41 et Pl. XXXV fig. 1. Massif, plus long que large, mais relativement plus large et plus court que celui des espèces de Sansan et d'Oeningen (*murchisoni*), et nettement plus court ventralement que dorsalement.

largeur dorsale et ventrale maximum : 41 mm ;
longueur ventrale maximum : 51 mm ;
longueur dorsale maximum estimée : 72 mm, dont 66 conservés ;
épaisseur à l'avant : 8 mm.

Source : MNHN, Paris

Il n'y avait pas de fontanelle entre l'entoplastron et les os environnants ; les deux bords antérieurs de l'entoplastron portent une gouttière pour les épiplastrons qui ne formaient pas de rebords dorsaux au-dessus de ses bords antérieurs (contrairement aux espèces américaines actuelles et surtout à *Chelydra serpentina*) et sa pointe antérieure dorsale seule s'intercalait entre les épiplastrons ; les deux bords postérieurs recevaient les indentations hyoplastrales dans les fossettes de leur tranche épaisse (5 mm). La pointe postérieure de l'os, longue dorsalement, reposait sur les hyoplastrons, comme chez *Ch. murchisoni* (cf. Meyer, 1845, Pl. 11) et *sansaniensis*. La face dorsale de l'os est lisse et sa face ventrale n'est pas traversée par le sillon huméropectoral qui le contournait postérieurement (Fig. 41).

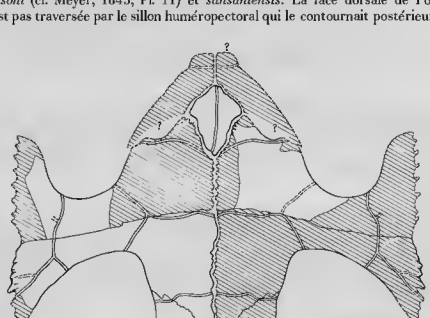



FIG. 41. — *Chelydropsis* sp. ; Artenay, Burdigalien ; MNHN.
Reconstitution de la face ventrale du plastron à partir de plusieurs spécimens dont l'hypo-xiphiplastron ART 672, × 3/7.

Hyoplastron : un fragment juvénile (ART 673) de la partie médiale de l'os, sans le processus axillaire, est mince et a un bord antérieur sinueux incomplet d'où le point d'interrogation de la Fig. 41 ; l'amorce de l'encoche axillaire forme un demi U ouvert comme sur la partie correspondante de l'hyoplastron de Saint-Gérand-le-Puy, Pl. XXXVI fig. 5.

longueur maximum du fragment : 40 mm ;
longueur au fond de l'encoche axillaire : 14 mm.

Le fragment de processus axillaire (ART 1472), représenté sur la Fig. 41, provient d'un adulte :

longueur du fond de l'encoche : 22 mm ;
longueur du processus : environ 70 mm, dont 55 conservés ;
épaisseur au bord postérieur : 9 mm.

Cette pièce montre l'épaisseur du plastron dans la région du processus et la profondeur de l'encoche axillaire qui formait un U dissymétrique ouvert du côté médial.
Hypoplastron-xiphiplastron, ART 672, Pl. XXXV fig. 2 ; Fig. 41.

Source : MNHN, Paris

| | |
|---|---|
| Mesures en mm : | |
| longueur médiane de la pièce | 122 |
| Hyoplastron : | |
| largeur au bord antérieur | 120 |
| épaisseur maximum | 90 |
| largeur maximum | 135 |
| longueur médiane | 75 |
| longueur du processus axillaire, conservée | 41 |
| longueur du processus axillaire, estimée | 50 |
| largeur de la suture avec le xiphiplastron | 31 |
| Xiphiplastron : | |
| longueur médiane | 47 |
| longueur maximum projetée sagittalement à partir du coin latéral, ventral antérieur | 79 |
| largeur maximum | 35 |

L'échantillon provient d'un individu un peu plus petit que le précédent et de la dimension du paratype 90332 de *Ch. sanctihenrici*. L'hypoplastron était plus étroit dans sa partie médiale que l'hyoplastron.

Le processus inguinal s'unissait par des apophyses relativement fines par rapport à celles de Saint-Henri (épaisseur moyenne du bord : 4 mm) l'encoche inguinale forme un V dissymétrique, très ouvert latéralement ; il devait y avoir une petite fontanelle latérale entre hyoplastrons, hypoplastrons et périphériques.

Le xiphiplastron est courbé au bord latéral après une légère incurvation du lobe postérieur à la limite latérale du sillon fémoroanal ; celui-ci traverse la pointe antérolatérale du xiphiplastron puis traverse l'hyoplastron, arrivant au bord médian 17 mm en avant de la suture hypoxiphiplastrale.

Le bord médial de la pièce hypoxiphiplastrale est indenté, son épaisseur moyenne étant de 3 mm, mais il n'y avait pas de fontanelle sur la ligne médiane.

Le processus inguinal portait des écailles Inframarginales.

Le plastron a été reconstitué Fig. 41 à partir des éléments divers décrits ci-dessus. Il est hypothétique dans sa partie antérieure.

*Fragments de crâne.*

Ils ont été comparés aux espèces actuelles et les différences observées sont probablement caractéristiques en majeure partie du genre *Chelydropsis*. Deux fragments sont conservés qui paraissent avoir appartenu à des individus de dimensions modérées (35 cm de longueur de carapace).

Pariétal gauche, ART 610, Pl. XXXVII fig. 7 et 8, incomplet à l'arrière.

| | |
|---|---|
| Mesures en mm : | |
| largeur à la suture frontopariétale | 17 |
| hauteur entre le bord supérieur du *foramen nervi trigemini* (for. V) et la face dorsale | 23 |
| hauteur entre la suture dorsale frontopariétale et le bord inférieur du *processus inferior parietalis* | 17 |
| longueur entre le bord inférieur de ce processus et le sommet du *foramen nervi trigemini* | 20 |
| longueur totale conservée projetée sagittalement, la face dorsale étant placée à l'horizontale comme sur la Pl. XXXVII. | 43 |

Face dorsale (Fig. 8) : lisse comme chez *Macroclemys* et les autres spécimens de *Chelydropsis* de France, contrairement à *Chelydra*. Comme au Pech-du-Fraysse (Pl. XXXV fig. 5) et à Sansan (Pl. XXXVIII fig. 10), la suture pariétal-postorbitaire est, dès l'avant, presque parallèle à la ligne sagittale et elle ne devait donc pas beaucoup s'écarter vers l'arrière, de même que les autres pariétaux de *Chelydropsis* et contrairement aux formes américaines, y compris *Protochelydra*[1]. La partie postérieure étant brisée, on ne connaît pas le degré d'échancrure postérieure.

Face latérale gauche (Fig. 7) : elle forme la plus grande partie de la paroi latérale de la cavité crânienne et comporte essentiellement le *processus inferior parietalis* ; son bord antérieur limite médialement le foramen orbitotemporal et délimite l'extension postérieure de l'espace interorbitaire du crâne sec. Le bord inférieur de l'os comporte trois parties, d'inégale longueur chez les espèces actuelles et chez *Chelydropsis*, qui sont d'avant en arrière : 1) la suture d'insertion du pariétal sur l'épiptéry-

1. Voir Addendum, p. 295.

Source : MNHN, Paris

goïde et, éventuellement (chez les actuels suivant les individus), le ptérygoïde ; 2) le bord supérieur du foramen trijumeau (for. V) ; 3) la suture du pariétal avec le prootique. Plus en arrière en remontant vers la face dorsale, l'os entrait en contact avec le supraoccipital mais la suture commune se trouvait dans la partie brisée du fragment.

Chez *Macroclemys* la première partie est très longue, la seconde très courte, la troisième de longueur intermédiaire ; la première est relativement longue par rapport à la hauteur antérieure du processus et à la longueur du crâne. Chez *Chelydra* les trois parties sont presque égales, la première étant seulement un peu plus longue ; elle est plus courte par rapport à *Macroclemys* et par rapport à la hauteur antérieure du processus et à la longueur du crâne.

Les proportions relatives de la première partie sont apparemment (il faudrait plus de spécimens sectionnés d'actuels pour s'en assurer) en relation avec la forme du crâne et la longueur de l'espace interorbitaire ; première partie longue, crâne et espace court chez *Macroclemys* ; première partie courte, crâne étroit et espace long, atteignant une transversale coupant les processus ptérygoïdes, chez *Chelydra*.

À Artenay, la première partie, pariéto-ptérygoïdienne (20 mm), est un peu plus longue que la troisième, pariéto-prootique (17 mm), la limite supérieure du foramen du V étant très courte (3 mm). En outre le processus est court antérieurement. On peut en déduire que le crâne de *Chelydropsis* d'Artenay devait être plutôt large par rapport à *Chelydra* et un peu moins relativement que chez *Macroclemys* ; ceci concorde avec les dessins du crâne de *Ch. murchisoni* (voir par ex. Meyer, 1845, Pl. 12). On peut également supposer que l'espace interorbitaire ne devait pas être relativement aussi long que celui de *Chelydra*. Dans l'ensemble ses proportions devaient être plus proches de celles de *Macroclemys* que de celles de *Chelydra*. D'autre part si l'on place par commodité (Fig. 7) la face supérieure du pariétal à l'horizontale, on voit que le bord inférieur du processus, constituant la suture avec l'épiptérygoïde, descend vers l'arrière jusqu'au foramen trijumeau ; on peut donc penser que chez cet individu le pariétal n'était pas en contact avec le ptérygoïde, l'épiptérygoïde s'intercalant entre eux jusqu'à l'avant du *processus inferior parietalis*.

Ptérygoïde gauche, ART 1473, Fig. 42.

*Mesures :*

| | |
|---|---|
| longueur médiane maximum | 39 mm |
| largeur au processus ptérygoïde externe | 15 mm |
| largeur minimum | 11 mm |

L'os est complet sauf au coin postéro-supérieur externe, au bord inférieur médial antérieurement, au processus ptérygoïde externe dont la partie postérieure en crochet fait défaut ; en chaque point ce ne sont que quelques mm qui manquent.

Face ventrale, Fig. 42c. Une concavité longitudinale occupe presque toute la surface de l'os sauf médialement où la surface est plane. La concavité est limitée médialement par une arête dont la courbure suit à peu près celle du bord latéral de l'os. À l'avant l'arête est atténuée et la concavité semble se poursuivre dans le palatin en direction du débouché postérieur du foramen palatin postérieur ; celui-ci devait se situer à un niveau supérieur à la surface triturante, le palais devant être concave comme chez *Macroclemys*. Au milieu, la concavité est très faible et elle devient très forte à l'arrière, où elle suit la forme de l'os qui s'étend postérolatéralement vers le carré ; cette concavité est limitée latéralement par le bord externe arrondi de l'os, qui devient un bourrelet limitant le carré jusqu'à la racine du processus articulaire de ce dernier.

Chez *Chelydra*, la surface des ptérygoïdes est presque plane chez l'individu encore jeune, concave à l'avant et au milieu seulement ; plus tard la concavité médiane s'approfondit jusqu'au basisphénoïde ; une arête beaucoup plus latérale que celle du *Chelydropsis* d'Artenay et imperceptible chez les jeunes, limite une très légère concavité ; elle s'accentue chez le plus grand individu, s'étendant jusqu'à l'avant comme chez le fossile. Chez *Macroclemys* où les ptérygoïdes sont très étrécis au milieu, la structure est la même que chez *Chelydra* mais la concavité latérale est extrêmement réduite en largeur, sauf à l'arrière près du carré, et la crête séparant les concavités médiane et latérale est très forte ; la concavité médiane forte, située dans le prolongement de celle du palais occupe donc presque toute la surface des deux ptérygoïdes jointifs. Chez *Protochelydra* Erickson, 1973, la structure est proche de celle des genres actuels sauf à l'arrière des ptérygoïdes où leur suture avec le carré a, sur la Fig. 2c, un trajet tout à fait curieux qu'il conviendrait de vérifier.

La différence des genres actuels par rapport à *Chelydropsis* réside dans la position beaucoup plus externe de la concavité latérale, sa réduction en largeur, extrême antéromédialement chez *Macroclemys*,

Source : MNHN, Paris

et dans la relative faiblesse de sa profondeur latéro-postérieurement. Sa réduction en largeur est liée à l'étrécissement des ptérygoïdes ; à mi-longueur la largeur minimum entre les deux « fosses temporales » inférieures est estimée, chez *Chelydropsis* d'Artenay à environ 30 % de la longueur maximum de l'os contre 14 % chez *Macroclemys* et 20 % chez *Chelydra*. *Protochelydra*, primitif, n'est pas aussi fortement étréci que ses deux descendants.

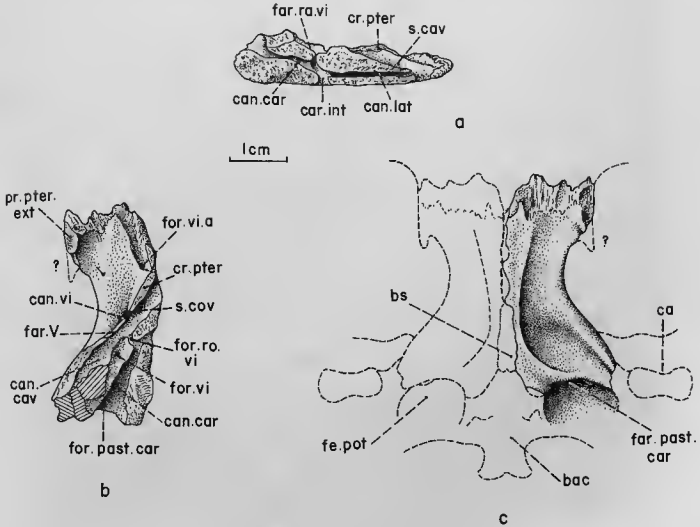



FIG. 42. — *Chelydropsis* sp. ; Artenay, Burdigalien, MNHN, ART 1473, × 1,5. Ptérygoïde gauche.
a. Face sagittale.
b. Face dorsale.
c. Face ventrale, avec reconstitution de la partie médiopostérieure du crâne.
*boc*, basioccipital, *bs*, basisphénoïde ; *ca*, carré, *can. car*, *canalis caroticus internus* ; *can. cav*, *canalis cavernosus* ; *can. lat*, *canalis caroticus lateralis* ; *can. vi*, *canalis nervi vidiani* ; *car. int*, carotide interne ; *cr. pter*, *crista pterygoidea* ; *fe. pot*, *fenestra postotica* ; *for. post. car*, *foramen posterior canalis carotici interni* ; *for. ra. vi*, *foramen per ramo nervi vidiani* ; *for. vi*, *foramen nervi vidiani* ; *for. vi. a*, débouché antérieur du nerf vidien ; *for. V*, *foramen nervi trigemini* ; *pr. pter. ext*, *processus pterygoideus externus* ; *s. cav*, *sulcus cavernosus*.

Du fait du faible étrécissement, les processus ptérygoïdes externes sont peu décollés du corps de l'os.

Remarque : le ptérygoïde d'Artenay étant assez petit par rapport à certains restes de mandibules, l'individu était encore jeune et il n'est pas exclu que la partie médiane plane du ptérygoïde ne devienne plus tard légèrement concave.

Source : MNHN, Paris

Face dorsale, Fig. 42 b. Sa morphologie et les trajets vasculaires et nerveux sont assez proches de ceux de *Chelydra* (cf. Gaffney, 1972b, Fig. 20) et de *Macroclemys* (cf. Siebenrock, 1897, Fig. 39), sauf en ce qui concerne le débouché antérieur du canal vidien contenant principalement une ramification du nerf palatin. Traversant l'os obliquement d'arrière en avant médialement, le *canalis cavernosus* (can.cav) se poursuit par le *sulcus cavernosus* (s.cav). À l'avant, la *crista pterygoïdea* (cr.pter) médiale repousse le *sulcus cavernosus* (s.cav) vers le milieu comme chez *Macroclemys* (Siebenrock, 1897, Fig. 31) et, en outre, le masque en vue dorsale. L'os est peut-être un peu incomplet sur la ligne médiane mais quoi qu'il en soit, il est probable que les *sulcus cavernosus* droit et gauche formaient un plancher crânien étroit à l'avant ; ce n'est pas dans cet espace que débouche le nerf vidien à l'avant mais en dehors de la *crista pterygoidea* (for.vi.a) ; on suit le trajet de ce nerf depuis l'arrière à son entrée dans le canal vidien (for.vi), puis grâce à sa mise au jour (can.vi) à la base externe de la *crista pterygoidea* juste au-dessous du *foramen nervi trigemini* (for. V) enfin à son débouché précisé ci-dessus (for.vi.a). Une autre ramification du même nerf empreinte le *foramen pro ramo nervi vidiani* (for.ra.vi) qui fait communiquer le *canalis cavernosus* (can.cav) et le canal de la carotide interne (can.car) ; chez les genres actuels, cette ramification accompagne une petite branche artérielle issue de la carotide ; sa disposition est conforme à celle de *Chelydra* et il en est de même pour les canaux carotidiens ; le canal de la carotide interne (can.car) débouche médialement dans le basisphénoïde en direction de la selle turcique ; juste avant ce débouché on voit, sur la face médiale, Fig. 42 a, la ramification de la carotide qui forme l'artère palatine, emprunter le *canalis caroticus lateralis* (can.lat) d'Albrecht, 1967 (voir Siebenrock : « *sulcus nervi vidiani, ramus facialis* ») à la jonction du basisphénoïde et du ptérygoïde, parallèlement à la surface inférieure des deux os. Le *canalis caroticus lateralis* rejoint à l'avant le *sulcus cavernosus*.

La reconstitution de la partie concernée du crâne en face ventrale, Fig. 42 c, à partir du ptérygoïde est hypothétique puisque le bord médial inférieur de l'os est légèrement cassé ; il faudrait peut-être élargir le crâne médialement entre les deux « fosses temporales » inférieures et donner plus d'ampleur au basisphénoïde (bs), lequel était cependant plus long que large comme chez certains individus de *Chelydra*.

Quoi qu'il en soit : 1) le bord postérieur du ptérygoïde, en contact avec le basioccipital, est d'avant en arrière oblique médio-latéralement puis transversal comme chez *Chelydra* et non continuellement oblique comme chez *Macroclemys* où il est plus long ; 2) du fait de la largeur du ptérygoïde dans sa partie moyenne, la fenêtre postotique (fe.pot) est placée à la fois médialement et latéralement par rapport au point d'étrécissement maximum du palais, alors que chez les actuels elle est tout à fait latérale, surtout chez *Macroclemys* où l'étrécissement est très accentué.

La partie latéro-postérieure du ptérygoïde étant brisée, on ne voit pas clairement les relations de la fenêtre postotique et du foramen postérieur de la carotide (for.post.car) : celui-ci est large ; latéralement son bord supérieur est arrondi, ce qui indique qu'il ne devait pas y avoir de lamelle osseuse séparant le foramen de la carotide et la fenêtre postotique, mais tout au plus un étrécissement entre les deux ouvertures.

Chez *Macroclemys* le foramen postérieur de la carotide est médial par rapport à la fenêtre postotique parce que celle-ci est en partie fermée par l'extension latérale de l'exoccipital, mais il confluе avec la fenêtre. Chez *Chelydra*, une lamelle osseuse ptérygoïdienne sépare de la fenêtre le foramen de la carotide qui débouche antérieurement et ventralement par rapport à l'autre ouverture ; comme la fenêtre est largement ouverte, le foramen est en partie seulement médial par rapport à elle.

Chez le spécimen d'Artenay on peut estimer que le foramen postérieur de la carotide confluait avec la fenêtre, comme chez *Macroclemys*, et que l'artère débouchait en avant de la partie médiale de cette fenêtre, comme chez *Chelydra*. De l'examen des deux restes de crâne d'Artenay, il résulte que *Chelydropsis* comportait des caractères de l'un et l'autre de ces genres actuels.

*Mandibule.*

Deux fragments de dentaires ART 1471 et 611, dont les mesures sont comparées à celles d'un spécimen de Sansan, SA 2012, tableau 17.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 17. — (Mesures en mm). Comparaison de dentaires de *Chelydropsis* d'Artenay et de Sansan. Voir aussi tableau p. 270.

| | ART 1471 | ART 611 | SA 2012 |
|---|---|---|---|
| Plus grande longueur du fragment | 69 | 67 | 65 |
| Largeur maximum postérieure du dentaire au coin postéroexterne de la surface triturante | 19 | 23 | 19 |
| Largeur maximum de la surface triturante en avant du coronoïde | 24 | 23 | 21 |
| Hauteur, juste avant la montée du processus coronoïde, les deux bords de la surface triturante étant à l'horizontale | 14 | 18 | 20 |
| Hauteur maximum du dentaire | 36 | 38 | 38 |
| Hauteur maximum, de la base de la fosse dentaire externe jusqu'au sommet du dentaire au processus coronoïde | 29 | 31 | 29 |

Remarque : Les deux fragments de dentaire ont appartenu à des individus plus grands que les deux restes de crâne, de l'ordre de 400 mm de longueur de carapace environ, par comparaison avec les spécimens de mandibule et carapace de *Ch. sanctihenrici*. Il est possible que dans l'espèce d'Artenay le rapport carapace/mandibule ait été différent de celui de cette espèce et de celui de *Chelydra* ; si ce rapport était identique à celui de l'espèce américaine (ex. : longueur du dentaire 68 mm, entre l'extrémité postérieure médiane de la symphyse et son extrémité postérieure, pour une carapace de 380 mm), le spécimen ART 1471 (60 mm de long pour cette partie du dentaire) aurait appartenu à une carapace de 380 mm maximum. En tout cas ce fragment, Pl. XXXVII fig. 9-10, et XXXVIII fig. 12, réduit au dentaire droit brisé aux parties antérieure et inférieure de la symphyse, ne pouvait appartenir qu'à une mandibule d'au moins 80 mm de longueur médiane. Le spécimen ART 611, Pl. XXXVIII fig. 11, brisé un peu à l'arrière du dentaire et largement dans la région symphysaire et au bord médial de la surface triturante en avant du coronoïde, ne pouvait appartenir qu'à une mandibule d'au moins 90 mm de longueur médiane.

*Description.*

Ces deux spécimens présentent la morphologie des autres échantillons de *Chelydropsis* décrits précédemment, avec les particularités de ceux des Faluns savignéens et de Sansan ; surface triturante relativement large, élargie en avant du coronoïde, plus concave à l'arrière et particulièrement dans le coin postéroexterne, la montée vers le processus coronoïde se faisant abruptement, plus même que dans le petit spécimen des Faluns savignéens et comme à Sansan, c'est-à-dire à angle droit ; si la partie haute du dentaire des échantillons 2 et 3 des Faluns était conservée, peut-être que l'on verrait que cette pente est plus abrupte chez l'adulte que chez le jeune ; le redressement progressif du processus coronoïde à travers l'évolution du genre se superposait au redressement au cours de la croissance individuelle. Si les restes de dentaires d'Artenay sont morphologiquement proches de ceux de Sansan, ils s'en différencient par des proportions d'épaisseur relative qui les rapprochent des deux adultes des Faluns, comme on l'a vu sur le tableau 16, et qui apparaissent sur le tableau 17 : pour une hauteur maxi-

Source : MNHN, Paris

mum égale (ART 611) ou inférieure (ART 1471), la surface triturante est à Artenay plus large en avant du coronoïde qu'à Sansan ; il doit en être de même par rapport aux autres spécimens de Sansan, par estimation. L'allègement relatif des mandibules de Sansan par rapport à celles des Faluns savignéens et d'Artenay n'a rien d'invraisemblable puisqu'il va de pair avec l'allègement des carapaces, lesquelles sont parmi les plus grandes d'Europe occidentale.

*Membre antérieur.*

Le reste de scapulo-procoracoïde et l'humérus droit ne présentent pas de caractères distinctifs par rapport à ceux de l'espèce *sanctihenrici* et des espèces actuelles ; il y a une légère bosse à la base du procoracoïde qui peut être une variation individuelle ; la base du tubercule médial (crête deltopectorale) de l'humérus est large par rapport à l'extrémité libre, le tubercule étant lui-même boursouflé à mi-longueur du bord ventral, mais il en est de même chez les grands individus d'actuels Chelydridae.

*Détermination.*

De la description précédente, il ressort que la carapace était dépourvue de fontanelles pour une longueur équivalente à celle de l'holotype de *Ch. sanctihenrici* et même pour une longueur plus grande comme par ex. celle de *Ch. carinata* (d'Eibiswald). Pour une telle longueur, les spécimens conservés des espèces *sansaniensis* (de Sansan) et *murchisoni* (d'Oeningen) sont encore très allégés. À longueur égale, la liaison plastron-carapace était, comme à Saint-Henri, plus ferme que chez les trois espèces ultérieures à elle, par suite de l'épaisseur des pièces de liaison : périphériques et processus.

Le plastron (Fig. 41 comparée aux Fig. 39 et 44) : l'entoplastron était plus massif et plus large que celui des espèces plus récentes (*carinata* comprise) et ressemblait probablement à celui de l'espèce *sanctihenrici*. L'hyoplastron avait une encoche axillaire plus profonde que chez cette dernière mais son processus axillaire était épais et arrondi comme chez tous les spécimens d'âge oligocène. L'encoche inguinale était également plus large et plus profonde que celle de Saint-Henri, plus dissymétrique que celle des espèces *sansaniensis* et *murchisoni*.

Le reste de pariétal, s'il est peu différent de ceux des autres gisements dans ses proportions, ne peut être comparé de façon précise à celui de Sansan en raison de l'état de conservation des différents spécimens.

Les restes de dentaires sont plus évolués que ceux de Saint-Henri et plus proches de ceux de Sansan, mais leur épaisseur et largeur remarquables les rapprochent de ceux des spécimens indéterminés des Faluns savignéens.

On peut donc supposer que la forme d'Artenay est une espèce propre, intermédiaire entre les espèces *sanctihenrici* et *sansaniensis-murchisoni*. Deux raisons pour ne pas la nommer ; les éléments sont très insuffisants et les variations morphologiques individuelles non établies. Il est même possible que cette forme ne soit qu'une variété locale de l'espèce *carinata*, mal définie.

.SUÈVRES (Loir-et-Cher), Fig. 51, point 14 ; Sables de l'Orléanais, Burdigalien un peu plus récent que celui d'Artenay.

*Matériel:*

MNHN, coll. Brummel, « aux Imberts » : périphériques 7 gauche et 5 droite ; une neurale ; un fragment antéromédial d'hyoplastron droit et un fragment antéromédial d'hypoplastron droit.

*Description et comparaison.*

Comme à Artenay, ces spécimens paraissent avoir appartenu à une espèce grande mais plus massive que celle de Sansan ; bord de l'hyoplastron très épais au contact de l'épiplastron et de l'entoplastron ; sillon huméropectoral plus reculé qu'à Sansan, l'écaille Humérale empiétant davantage sur l'hyoplastron ; entoplastron plus large et plus court qu'à Sansan, d'après le bord de l'hyoplastron ; bord ventral médial de la périphérique 5 du pont très épais.

Cette espèce est donc peut-être la même qu'à Artenay.

Source : MNHN, Paris

II. GROUPE *MURCHISONI*

## A. Introduction. Les espèces de Suisse et d'Autriche.

Le type morphologique du groupe est l'espèce *murchisoni* d'Oeningen ; en France l'espèce *sansaniensis* de Sansan lui correspond ; deux séries d'individus provenant d'Autriche, proches stratigraphiquement de celles-ci mais incomplètement connus, peuvent être placés ici également ; ce sont ceux décrits sous les noms de *carinata* et d' « *allingensis* ».

### 1. *Chelydropsis murchisoni* (Bell, 1832).

*Chelydra murchisoni* Bell, 1832, Oeningen, Suisse, Sarmatien.

L'espèce est connue par plusieurs individus décrits principalement par H. von Meyer (1845 et 1852) et également par Winkler, 1869.

DESCRIPTION :

a — *Dimension des individus :*

Parmi les plus grands, Meyer (1845) figure un plastron (Pl. 11) de 280 mm de longueur et 303 mm de largeur ; la face ventrale d'une carapace (Pl. 12) estimée à environ 433 mm de longueur et 388 mm de largeur ; le crâne de ce dernier individu mesure 114 mm de longueur et 102 mm maximum de largeur, sa longueur étant à peu près le quart de celle de la carapace.

Parmi les plus petits, Winkler (1869) figure une carapace dorsale de 100 mm de longueur environ.

b — *Caractères présumés de l'espèce :*

En attendant la révision du matériel et le dégagement des pièces, on est très mal renseigné sur de nombreux points, notamment certains concernant la morphologie de la face dorsale de la carapace, des écailles du plastron, du crâne et de la mandibule, les mesures précises des éléments importants dans la diagnose ; on est en outre, comme pour *Ch. decheni*, gêné par l'absence de photographies. On a donné précédemment dans la définition du groupe *murchisoni* (p. 252) une partie des caractères de l'espèce ; on peut rassembler ici les plus marquants, sous réserve de l'exactitude des figurations.

*Carapace :* Face dorsale ; grandes dimensions des plus vieux individus atteignant 400-450 mm de longueur. Fontanelles latérales persistantes, même chez de très grands individus de 433 mm, entre les périphériques 3 à 7 ou 4 à 6 et les pleurales correspondantes, ce qui ne veut pas dire que d'autres individus plus grands en aient été pourvus. Léger décalage, vers l'arrière de la carapace, des pleurales par rapport aux périphériques. Contour postérieur en dents de scie, à bords fortement dissymétriques ; rebord postérieur des dents en crochets et encoches intermédiaires arrondies chez de jeunes individus (ex. Meyer, 1852, Pl. XXVI).

Périphériques postérieures rectangulaires plus larges que longues chez les jeunes individus (ex. : la 9e périphérique de l'individu de 180 mm de long). Ornementation (d'après Meyer, 1852, Pl. XXX) ; sillons larges ou doubles séparant les Costales et les Vertébrales, mais pas d'indication de costulations radiaires.

— *Contact plastron-carapace* lâche, les périphériques du pont étant à bords minces et sans fossettes de réception des indentations plastrales ; longueur du plastron, aux bords latéraux des processus touchant les périphériques, équivalant approximativement celle de trois plaques périphériques chez l'adulte, les processus s'étendant à peu près depuis la moitié de la périphérique 4 jusqu'au bord antérieur de la septième (soit à peu près 42 à 43 % de la longueur médiane du plastron d'après la figure), mais le pont étant raccordé par ligament depuis une partie de la périphérique 3 jusqu'au tiers approxi-

Source : MNHN, Paris

matif de la 7e ; ce contact est plus bref que chez les espèces précédentes mais plus long que chez les espèces américaines à l'avant (processus axillaires). Chez le jeune (Meyer, 1852, Pl. XVII), le plastron s'étend depuis la partie antérieure de la périphérique 4 jusqu'aux 2/3 de la 7e ; il semble couvrir latéralement toute la longueur, ou presque, de la partie périphérique à section tectiforme.

*Plastron massif*, sans fontanelles médianes chez les plus grands individus ; une fontanelle latérale entre les périphériques, l'hyoplastron et l'hypoplastron. La longueur du plastron représente les 3/4 de celle de la carapace dorsale. Plastron large à l'avant (épiplastrons presqu'aussi larges dans la région Gulaire que dans la région post-Gulaire) et étroit à l'arrière (xiphiplastrons à bords latéraux rectilignes, convergeant pour former un lobe postérieur en pointe aiguë chez l'adulte ; aussi large ou presqu'aussi large que long, sinon plus éventuellement, court entre les encoches axillaires et inguinales (d'après les deux figures de Meyer, 1845 ; longueur entre elles : respectivement 10,5 et 10,6 % de la longueur du plastron, 9,5 et 10,5 % de la largeur du plastron) ; processus apparemment assez épais à leurs extrémités mais assez étroits. Entoplastron losangique long et relativement étroit (largeur : environ 45 % de sa longueur), approximativement aussi long ventralement que dorsalement. Sillon fémoroanal court, coupant transversalement le lobe postérieur à mi-longueur de la suture hypoxiphiplastrale.

c — *Distinction des individus jeunes par rapport à Ch. decheni.*

Les carapaces petites, de 180 à 220 mm, des deux espèces se distinguent :

— par la forme des périphériques antérieures nettement plus larges que longues chez *murchisoni* (probablement en partie du fait que leur croissance est terminée ou presque chez *decheni*) ;

— par la forme des dents de scie plus profondes et plus larges avec encoches plus arrondies chez *murchisoni* ;

— par les sillons des Costales et Vertébrales plus larges, « dédoublés » chez *murchisoni* ;

— par le plastron, comme chez l'adulte.

### 2. *Chelydropsis « allingensis »* (Fuchs, 1939).

*Chelydra allingensis* et *Macroclemys* sp., Fuchs, 1939. Viehhausen (Autriche), Tortonien.

Les échantillons appartiennent à une seule espèce ; le travail de Fuchs ne permet ni de la redéfinir ni de l'admettre en synonymie avec une autre espèce miocène.

CARACTÈRES ET COMPARAISON :

Grandes dimensions, environ 400 mm de longueur pour le spécimen 129, Fig. 265, complètement ossifié sans fontanelle. Épiplastrons élargis antérieurement mais relativement moins que chez *murchisoni* et *sansaniensis* avec symphyse épiplastrale paraissant relativement plus longue ; bord antérieur plus courbé, plutôt comme chez *Ch. poena* Chkikvadze du Miocène du Kazakhatan. Forme des encoches plastrales comme à Artenay. Présence supposée de vraies Supramarginales comme chez *Macroclemys* d'après l'échantillon n° 277 fig. 27 b (à vérifier).

Remarque : les restes de crâne ne sont pas suffisamment étudiés ni figurés mais d'après la fig. 26 a, on reconnaît certains traits observés sur le matériel de France : forme du frontal, disposition de certaines écailles du crâne.

### 3. *Ch. carinata* Peters, 1868.

Wies et Eibiswald (Autriche), Helvétien ; espèce-type du genre.

a. CARACTÈRES : d'après les spécimens figurés par Peters en 1855 (Wies) et 1869 (Eibiswald). Dimensions : 300 mm de largeur (maximum) pour le premier spécimen et 380 de long sur 320 mm de large pour l'autre. Pour ces dimensions relativement modérées par comparaison avec les espèces *murchisoni* et *sansaniensis*, pas de fontanelles latérales : carapaces massives.

Spécimen d'Eibiswald : présence apparente de costulations radiaires, de sillons Vertébraux et

Source : MNHN, Paris

Costaux plus ou moins dédoublés ; première neurale étrécie antérieurement et encoche pygale à largeur supérieure à la demi-largeur maximum de la pygale, comme à Sansan. D'après la fig. 5 de Peters, une périphérique du pont (Wies) à bord médial ventral strié paraissant épais pourrait dénoncer une liaison de la carapace et du plastron plus ferme que chez les espèces plus récentes.

Entoplastron (Wies) typique du groupe *murchisoni* : long et aigu à l'arrière, nettement plus long que large, figuré par Peters, 1885, fig. 3a.

Hyo- et hypoplastron : face dorsale fortement striée radiairement comme les spécimens minces de Sansan, paraissant former des encoches axilaires et inguinales profondes.

b. COMPARAISON.

La minceur des restes du plastron, la forme de l'entoplastron et le dédoublement possible des sillons costaux et vertébraux sont du groupe *murchisoni*. La présence possible de costulations radiaires sur la carapace dorsale, l'absence de fontanelles pour des carapaces qui à longueur égale en compteraient à Sansan et à Oeningen, la possibilité de bords épais aux périphriques du pont sont en revanche des caractères que l'on trouve dans le sous-groupe *sanctihenrici* : cette espèce est donc incertaine dans ses relations et demande à être révisée et redéfinie sur du nouveau matériel. En l'absence de matériel plus abondant, il est difficile de faire la part des caractères spécifiques et des variations individuelles liées à la croissance.

## B. *Ch. sansaniensis* (Bergounioux, 1935).

*Synonymie : Emys sansaniensis* Lartet, 1851 ?
*Trionyx (Axestus) sansaniensis* Bergounioux, 1935
*Leptochelys braneti* Bergounioux et Crouzel, 1965
*Broilia robusta* Bergounioux et Crouzel, 1965, *pro parte*
*Broilia denticulata* Bergounioux et Crouzel, 1965, *pro parte*

DIAGNOSE.

Grande espèce allégée à fontanelles persistantes sur les plus grands individus, dépourvue de costulations radiaires, très proche de *Ch. murchisoni* par la carapace et le plastron et notamment par la forme large du bord antérieur Gulaire, la forme longue de l'entoplastron et la forme aiguë du lobe postérieur, s'en distinguant (dans l'état actuel de nos connaissance) par :

— la largeur relative moindre des épiplastrons dans la région Gulaire ;

— les encoches axillaires et inguinales, en U ouvert, moins profondes : longueur entre elles égale à 13 à 14% de la longueur et de la largeur du plastron ;

— les processus plastraux plus larges à leurs extrémités : le plastron plus étendu latéralement : du tiers postérieur de la périphérique 3 à la moitié de la septième, quoique relié par ligament entre le tiers antérieur de la troisième et les 2/3 postérieurs de la septième ; la longueur du contact carapace-plastron par les processus étant égale à 50% environ de la longueur médiane du plastron ;

— l'absence de forte dissymétrie et de rebord postérieur en crochet sur les périphériques des jeunes, et d'amorce de rebord chez les adultes.

Autres caractères : sillons costo-vertébraux larges, doubles ou multiples ; encoche pygale supérieure à la moitié de la plus grande largeur pygale ; sillon fémoroanal coupant la suture hypoxiphiplastrale au tiers antérieur.

— *Localité et horizon stratigraphique :*

Sansan (Gers), Fig. 54, Bassin d'Aquitaine, point 65, Helvétien.

Source : MNHN, Paris

— *Matériel :*

Holotype : *Trionyx (Axestus) sansaniensis* Bergounioux, 1935, MHNT, coll. Lartet. Un fragment de plastron.

Autre matériel : MNHN, Bergouniоux et Crouzel.

Carapaces : SA 2023, partie latérale hyohypoplastrale, type de « *Leptochelys braneti* » Bergounioux et Crouzel, 1965, fig. 5 ; SA 2030, portion antérieure gauche de la carapace dorsale, épiplastron gauche, entoplastron incomplet, un centrum de vertèbre cervicale, une partie de scapula et un humérus partiel d'un individu : « *Broilia robusta* » Bergounioux et Crouzel, 1965, fig. 10 ; SA 2265, carapace avec plastron partielle, sept fragments de vertèbres et une scapula ; plus de cent fragments, groupes de fragments et plaques isolées de la carapace.

Crâne : SA 2013, pariétal gauche ; SA 2014 et 2016, deux fragments de carré ; SA 2019 et SA 2020 ; deux fragments de postorbitaires ; SA 2021, préfrontal droit ; SA 2118, fragment de maxillaire ?

Mandibule : SA 2012 et SA 2024 à 2027 ; cinq fragments de dentaires ; SA 2015, fragment d'articulaire-angulaire.

Hyoïde : SA 2017 et 2018, deux cornes.

Vertèbres : quarante-cinq, plus ou moins complètes, cervicales, sacrées ou caudales, dont une partie de celles figurées par Bergounioux et Crouzel, 1965 qui appartiennent à plusieurs individus.

Scapuloprocoracoïde : sept fragments.

Membres : huit humérus dont un seul presque complet ; trois fragments distaux ; une ulna droite ; quatre carpiens, quatre ischions dont deux complets ; trois fragments d'ilions ; trois fémurs partiels ; trois fibula dont une complète ; six fragments de tibia ; trois tarsiens dont un astragale ; quatre métatarsiens, trois phalanges d'un doigt (« *Broilia robusta* », Fig. 13) ; onze phalanges I, vingt phalanges II, quinze phalanges III (griffes).

— *Historique :*

1) Lartet (1851) créa six espèces de tortues fossiles à Sansan ; aucune n'a été figurée et les diagnoses données sont insuffisantes pour reconnaître les espèces. Depuis que les fouilles ont été reprises à Sansan sous l'égide du R. P. Bergounioux d'abord, de M. l'Abbé Crouzel par la suite, j'ai pu comparer le nouveau matériel à ce qui reste des collections de Lartet ; les cinq espèces de tortues fossiles reconnues de Sansan peuvent correspondre à cinq des espèces de Lartet, la sixième (*Testudo gigantea*, apparentée à *Testudo perpiniana* ?) n'ayantpas été retrouvée : j'ai donné dans les chapitres 1 et 2 les correspondances possibles de certaines espèces de Lartet et des espèces *Testudo canetotiana* Lartet, *Ptychogaster sansaniensis* (De Stefano), *Ptychogaster* (*Tenuoclemmys*) sp. et *Clemmydopsis turnauensis* (H. von Meyer, 1847). Reste « *Emys sansaniensis* » dont Lartet donne la définition suivante : « grande tortue paludine dont la carapace devait avoir 15 à 18 pouces de long. On trouve dans certaines parties de ses pieds quelques rapports avec la Chélyde ». Il est impossible de reconnaître une espèce ou un genre dans cette définition, mais notons que 15 à 18 pouces = 30 à 36 cm. De Stefano, en 1902 c, avait assimilé l'*Emys sansaniensis* de Lartet à une tortue de la collection Lartet du Muséum ; il la nomma *Ocadia sansaniensis* (Lartet). Or il s'agit d'un *Ptychogaster* de 24 cm de long seulement et dont aucune « partie des pieds » ne pourrait correspondre aux dimensions d'une Chélyde (*Chelus*). En revanche, Sansan a fourni un grand *Chelydropsis* (jusqu'à 45 cm de longueur) dont les membres sont les seuls qui puissent avoir des rapports de forme et de dimensions avec *Chelus* ; il est donc très probable que *Chelydropsis sansaniensis* (Bergounioux) corresponde à l'*Emys sansaniensis* de Lartet.

2) Bergounioux en 1935 (p. 151-152) crée *Trionyx (Axestus) sansaniensis* sur un fragment de plastron de la collection Lartet du Musée de Toulouse. En 1965 Bergounioux et Crouzel décrivent *Leptochelys braneti* (Fig. 5, p. 166) nov. gen., nov. sp., d'après le fragment d'hyohypoplastron MNHN SA 2023, reconnaissant qu'il appartient à la même espèce *sansaniensis* de Bergounioux, 1935 que le précédent mais pas au genre *Trionyx*. Dans l'abondant matériel de Sansan je n'ai reconnu qu'une espèce de *Chelydropsis*, incluant le matériel type de *sansaniensis* Bergounioux et celui de *braneti* ; puisque l'espèce paraît valable, il y a lieu de reprendre le premier nom qui a priorité.

3) En ce qui concerne *Broilia* : l'espèce *robusta* est fondée sur des spécimens de *Chelydropsis sansaniensis*, sauf la nuchale, Bergounioux et Crouzel, 1965, Fig. 15 (appartenant à *Testudo canetotiana* de même que les trois autres plaques dont parlent les auteurs) ; l'espèce *denticulata* est également fondée sur des spécimens de *Ch. sansaniensis*.

4) En 1971 a, Chkhikvadze avait comme moi reconnu dans les espèces de 1965 la présence du genre *Chelydropsis*, attribuant le matériel de Bergounioux et Crouzel à l'espèce *meilheuratiae*.

DESCRIPTION.

1 — *Carapace.*

La description est fondée essentiellement sur le spécimen SA 2265 et complétée à l'aide des autres pièces.

Dimensions :

Mesures principales de SA 2265 :
longueur médiane : 420 mm ;

Source : MNHN, Paris

largeur maximum (aux extrémités postérieures de la périphérique 7) : 370 mm ;
plastron : longueur maximum : 295 mm (estimée au plus juste) ;
largeur maximum aux extrémités antérieures des processus axillaires : 300 mm minimum, 315 mm maximum ;
hauteur de la carapace y compris le plastron, maximum à la 2e neurale : 110 mm.

Le spécimen SA 2265 n'est pas le plus grand individu du gisement. Notons quelques numéros d'échantillons provenant de plus grandes carapaces, d'environ 450 à 460 mm, comme chez *Macroclemys* : SA 2075, périphériques gauches 9 et 10 ; SA 2050, bordure antérieure gauche ; SA 2023, hyohypoplastron « type » de « *Leptochelys braneti* » ; SA 2036, SA 2034 et SA 2014, épiplastrons.

L'individu le plus petit du gisement avait une carapace d'environ 170 mm de longueur : SA 2256, périphérique 6 droite, juvénile, de 22 mm de longueur au bord externe et 9 mm au bord antérieur.

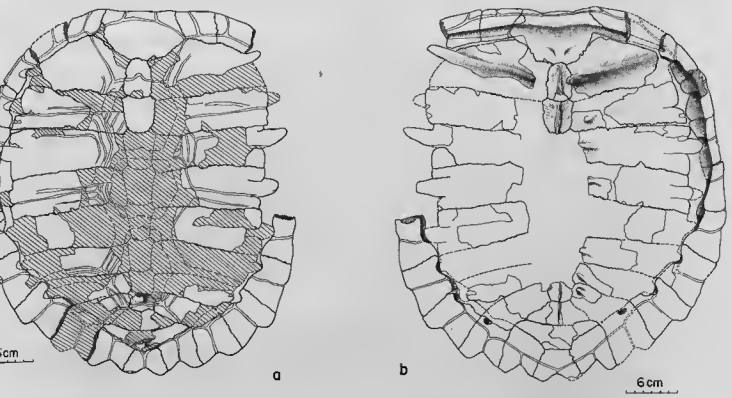



FIG. 43. — *Chelydropsis sansaniensis* (Bergounioux, 1935) ; Sansan, Helvétien ; MNHN, SA 2265, × 2/9. Carapace dorsale.
a. Face dorsale.
b. Face ventrale.

a — *Carapace dorsale.*

Face dorsale : Fig. 43 a ; Pl. XXXVIII fig. 1 ; tronquée à l'avant, encoche nuchale très faible. Bombements latéraux atténués. Crête sagittale entre la deuxième neurale et la pygale, avec interruptions et protubérances, contrairement à *sanctihenrici*. Dents de scie s'amorçant aux périphériques 7 et 8, de plus en plus fortes ensuite, dissymétriques à bords rectilignes. Pygale à encoche triangulaire large, à largeur postérieure (34 mm) supérieure à la demi-largeur maximum de la pygale (28 mm), relativement plus large que chez les espèces *decheni* et *sanctihenrici*. Bordure postérieure bombée puis redressée marginalement ; périphériques 8, 9 et 10 à face supérieure convexe puis périphériques 11 et pygale concaves. Fontanelles latérales depuis l'avant de la périphérique 3 jusqu'au début de la neuvième ; ces fontanelles sont probablement absentes chez le plus grand spécimen SA 2075, tout au moins à l'arrière ; il existe alors une gouttière dorsale suivant extérieurement le sillon costomarginal, marquant la rupture de pente entre la bordure périphérique et les pleurales.

Source : MNHN, Paris

Ornementation : sillons vasculaires anastomosés, mais pas de réseau serré de polygones apparent. Pas de costulations rayonnantes sur les neurales et les pleurales mais en revanche des sillons costaux et vertébraux doubles ou multiples, avec diverticules (annuli de croissance?), contrairement à *Ch. sanctihenrici*.

Plaques :

– Nuchale plus large que longue, d'autant plus que l'animal est grand d'ailleurs ; les deux bords latéro-postérieurs arrondis vers l'arrière, le bord postérieur arrondi vers l'avant, étroit.

– Neurales : première grossièrement quadrangulaire à bord antérieur étroit ; neurales 2 à 8 hexagonales à côtés latéro-antérieurs petits, certaines plus larges que longues d'après les plaques isolées ; les neurales isolées impaires ont un resserrement latéral aux extrémités du sillon séparant deux Vertébrales ; aucune n'est bilatéralement dissymétrique, contrairement à celles de *Ch. sanctihenrici*.

– Pleurales : du fait de la présence de fontanelles on remarque nettement le chevauchement en deux arcs de cercle opposés de l'extrémité latérale de la côte.

– Périphériques 1 et 2 : bords externe et interne (postérieur) nettement plus longs que les bords latéraux ; plaques nettement rectangulaires et non carrées, contrairement à celles du groupe précédent. À partir de la deuxième côte (pleurale 1), chaque pleurale coïncide avec une périphérique mais vers l'arrière il se produit un léger décalage.

Écailles : sillon postérieur de la Vertébrale 5 à cheval sur la suture des plaques pygale et supra-pygale et empiétant médianement un peu sur la pygale (SA 2265 et SA 2230 juvénile) ou bien suivant, sur la pygale, la suture des deux plaques (SA 2234). Écailles Marginales ; sur tous les individus le bord externe des périphériques, redressé ou non, est marqué du sillon déjà observé précédemment et dont on a parlé à propos de la question du dédoublement latéral des Marginales ; sur certains spécimens ce sillon est très net : SA 2242, SA 2050 ; on l'a figuré en trait plein, Fig. 43 ; il s'étend entre les Marginales 3 à 7 et sur ces deux extrêmes il est situé tout à fait sur la tranche aiguë de la plaque, comme chez *Chelydra*, et n'est pas visible en vue dorsale ; on a déjà dit que chez les genres actuels ce sillon ne correspond pas à un dédoublement d'écailles et que sa position n'est pas celle de la limite des Supra-marginales de *Macroclemys*.

Face ventrale, Fig. 43 b et Pl. XXXVIII fig. 2.

Processus nuchaux de la nuchale se prolongeant jusqu'au début des périphériques 3 (7 spécimens) ou seulement jusqu'aux 3/4 postérieurs de la périphérique 2 (SA 2242).

Plaques périphériques du pont tectiformes à bord inférieur médial mince et sans fossettes de réception pour les apophyses plastrales, même pas aux extrémités du pont ; seulement des stries pour le ligament de jonction.

Extrémité médiale libre des côtes large.

b — *Plastron* : Fig. 44 ; Pl. XXXVII fig. 1, 2 et 3 (SA 2265) ; reconstitution à l'aide des spécimens SA 2032 (pour l'entoplastron), SA 2023 (Bergounioux et Crouzel, 1965, Fig. 3, face dorsale de l'hyo-hypoplastron), SA 2045 pour les processus et les encoches et SA 2265 bis pour le xiphiplastron, complet dans ce spécimen.

Plastron à peine plus large que long du fait de l'étalement horizontal des processus, sa longueur représentant les 3/4 de celle de la carapace qu'il ne dépasse ni à l'avant ni à l'arrière.

Plaques :

– Épiplastrons à bord antérieur large, contrairement à *Ch. sanctihenrici* (et *decheni* probablement), courbe ; largeur au sillon Gularo-huméral supérieure à la longueur de la symphyse épiplastrale, laquelle représente 65,6 %, 71 % et 75 % dudit sillon chez trois individus différents ; bords latéraux des deux épiplastrons convergeant progressivement vers l'avant jusqu'aux extrémités latérales des sillons gularo-huméraux où ils s'incurvent, puis se courbant fortement pour former les bords antérieurs larges, obliques, presque transversaux chez le plus grand spécimen SA 2036 ; la tranche médiale de chaque épiplastron comporte une gouttière pour la réception de chaque bord antérieur de l'entoplastron ; cette gouttière forme en arrière de la symphyse un rebord dorsal un peu plus long que le rebord ventral,

Source : MNHN, Paris

contrairement à *Ch. sanctithenrici*, mais pas prolongé vers l'arrière en une fine languette triangulaire contrairement aux espèces actuelles ; la partie dorsale antérieure de chaque épiplastron est concave de part et d'autre de la symphyse épaissie dorsalement ; les extrémités postérieures des épiplastrons n'atteignent pas la limite postérieure de l'entoplastron.

— Entoplastron épais et massif, losangique à partie postérieure plus étroite et plus longue que l'antérieure, relativement plus étroit et plus long que celui d'Artenay et celui reconstitué pour *Ch. sanctithenrici*.

SA 2032 : longueur maximum : 97 mm (minimum) ;
largeur maximum : 39 mm ;
longueur apparaissant ventralement : 88 mm, du fait que 2 mm sont coincés antérieurement entre les épiplastrons et 7 mm sont cachés postérieurement par les hyoplastrons.

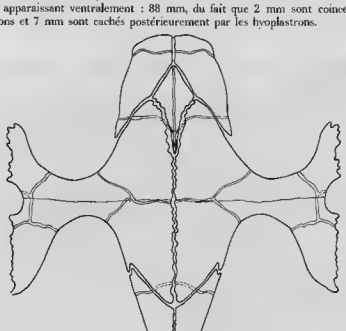



FIG. 44. — *Chelytropsis sansaniensis* (Bergounioux, 1935) ; Sansan, Helvétien ; MNHN.
Plastron, face ventrale, SA 2265, × 0,28 ; la partie postérieure reconstituée d'après le xiphiplastron complet SA 2265bis.

Bords latéropostérieurs avec fossettes pour les apophyses hyoplastrales, la face dorsale ne s'étalant pas latéralement pour cacher celles-ci, contrairement à l'entoplastron d'Artenay ; la pointe postérieure qui apparaît très longuement dorsalement est traversée par le sillon huméropectoral, contrairement à Artenay.

— Hyohypoplastrons : relativement minces :

Épaisseur au contact antérieur avec le xiphiplastron : 8 mm ;
à la suture hyohypoplastrale au plus court du plastron (encoches) : 5 mm ;
au contact avec l'entoplastron : 6 mm.

Encoche axillaire en U, ouvert par rapport aux espèces précédentes. Encoche inguinale en U plutôt qu'en V et profonde par rapport aux espèces précédentes de France, plus étroite que l'axillaire.

Longueur minimum hyoplastron : 19 mm ;
hypoplastron : 17 mm ;
du pont entre les deux encoches : 39 mm, ce qui représente environ 13 % de la longueur et de la largeur du plastron ;
Longueur du bord latéral du processus axillaire : 69 mm ;
inguinal : 76 mm environ.

Source : MNHN, Paris

Les processus sont larges et minces (voir « *Leptochelys branetí* ») à leurs extrémités par rapport à ceux de *Ch. murchisoni* figurés par Meyer.

Le plastron du spécimen SA 2265 est incomplet aux processus inguinaux et a été reconstitué à l'aide des autres spécimens; on voit que les processus n'atteignent pas, même en prolongeant assez longuement les apophyses hyoplastrales par précaution, le tiers antérieur de la périphérique 3 et les 2/3 postérieurs de la septième qui représentent les limites d'ouverture du bord médial de ces plaques pour former le pont; comme chez les genres actuels, la peau prolongeait la partie osseuse manquante, alors qu'à Saint-Henri les processus massifs se prolongeaient aussi loin que possible.

Présence d'une fontanelle latérale entre les deux processus et la périphérique 5.

Xiphiplastrons : SA 2265 bis complet; étroit et effilé, à bord latéral rectiligne et non arrondi comme à Artenay.

Écailles :

— Trois inframarginales : la médiane, à cheval sur la suture hyohypoplastrale est plus latérale que chez les espèces précédentes.

— Gulaires : courtes et larges; le bord médian du sillon gularo-huméral parvient aux 2/3 postérieurs de la suture épiplastrale (entre la moitié et les 2/3 suivant les individus).

— Sillon huméropectoral coupant transversalement l'extrémité antérieure des hyoplastrons, puis se courbant vers l'arrière et le milieu pour aller traverser l'entoplastron bien antérieurement cependant à son extrémité postérieure ventrale, contrairement à l'espèce d'Artenay où la pointe postérieure de l'entoplastron ne se prolonge que dorsalement.

— Sillon fémoroanal relativement postérieur à la suture hypoxiphiplastrale au bord latéral, contrairement à l'espèce d'Artenay, traversant cette suture à son tiers antérieur; il s'ensuit que l'écaille anale est courte par rapport à celle d'Artenay et d'autant plus petite que l'os est étroit.

2 — *Restes de crâne.*

Ils proviennent de différents individus. Les os de la face dorsale du crâne ont une surface relativement lisse comme chez *Macroclemys*, dépourvue des crénelures présentes chez *Chelydra*.

a) *Préfrontal droit*, SA 2021, Fig. 45 et Pl. XXXVIII fig. 7; tableau 18.

Mesures en mm :

| | |
|---|---|
| longueur médiane à la face supérieure | 17 |
| largeur à la suture avec le maxillaire | 8,5 |
| largeur au sillon limitant latéralement l'avant de l'orbite | 11,5 |
| projection sagittale de la longueur maximum | 26 |
| projection sagittale de la largeur de la suture avec le postorbitaire, au bord orbitaire | 15 |

b) *Postorbitaires :* gauche, SA 2019, et droit, SA 2020, Fig. 45 et Pl. XXXVIII fig. 8 et 9. Tous deux brisés postérieurement.

Mesures en mm :

| | SA 2020 | SA 2019 |
|---|---|---|
| largeur suture avec le préfrontal | 7 | 8 |
| largeur, en projection horizontale, à la limite du jugal au bord orbitaire | 15 | 16 |
| longueur depuis la limite du préfrontal au bord orbitaire jusqu'à l'extrémité postérieure de l'écaille Frontale | 14 | 19 |

La face dorsale plane s'incline latéralement pour descendre vers le jugal, et se courbe postérieurement, indiquant un redressement postérieur du crâne et un bombement au-dessus des « fosses temporales ». Le bord orbitaire est mince antérieurement, s'épaississant à la jonction avec le jugal; il est coudé à la limite de la Frontale (Fr, Fig. 45), contrairement à *Chelydra*; la limite postérieure de cette écaille forme les deux branches antérieures d'un Y; la branche médiale se dirige vers le frontal, où l'on ne connaît pas son trajet; la branche postérieure de l'Y forme avec elle la limite latérale d'une écaille « Interpariétale » (Ipa, Fig. 45) à cheval sur les frontaux, pariétaux et postorbitaires; son tracé sur le pariétal SA 2013 n'est pas conservé, si bien qu'on se demande si sa limite latérale ne restait pas sur

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 18. — Crâne : comparaison avec les genres actuels.

| | Chelydropsis sansaniensis | Chelydra serpentina | Macroclemys temminckii |
|---|---|---|---|
| Préfrontal — bord antérieur | projeté en avant | idem | idem |
| Préfrontal — suture avec le maxillaire | monte jusqu'à la face dorsale | reste latérale | comme chez Chelydra |
| Préfrontal — son trajet d'avant en arrière | perssegittel puis transversal vers le côté latéral externe | oblique latéralement jusqu'à l'orbite | comme chez Chelydra |
| Écailles préfronto-frontales | de chaque côté du crâne une Préfrontale et une Frontale séparées par un sillon transversal à mi-longueur du bord médial de l'os | Frontales et Préfrontales<br>+<br>une Interpréfrontale impaire médiane losangique à cheval sur les deux préfrontaux<br>+<br>une écaille impaire postérieure éventuelle à cheval sur les frontaux et les préfrontaux (variations infraspécifiques) | Préfrontales et Frontales séparées par un sillon oblique parvenant médianement, à la pointe antérieure du frontal, postérieurement à son extrémité latérale<br>+<br>une Interfrontale impaire médiane quadratique à cheval sur les deux frontaux et les deux préfrontaux |
| limite latérale orbitaire du sillon préfronto-frontal | marquée par une encoche dans le bord orbitaire antérieur | indique le point le plus étroit de l'espace interorbitaire | comme chez Chelydra |
| espace interorbitaire | plan, large, élargi à la suture préfrontal-frontal au bord orbitaire | concave, étroit | latéralement convexe, très large, élargi à la suture préfrontal-frontal au bord orbitaire |
| bord orbitaire | mince, plat | crénelé, redressé | épais, abaissé vers les orbites latérales |
| fissure ethmoïde en forme de trou de serrure | un cercle large supérieurement une fente étroite inférieurement | un cercle relativement étroit une fente étroite | un cercle large,<br>une fente courte, triangulaire à base large |



Source : MNHN, Paris

le postorbitaire ; en revanche sur ce spécimen, elle paraît bien divisée sagittalement en deux écailles, Pariétales donc et non Interpariétales.

c) *Pariétal :* gauche, SA 2013, Pl. XXXVIII fig. 10 ; Fig. 45.

Face dorsale légèrement brisée à l'arrière, sur quelques mm probablement, à la jonction avec la crête supraoccipitale.

Mesures en mm :

| | |
|---|---|
| longueur totale conservée | 63 |
| longueur conservée de la suture dorsale entre les pariétaux | 50 |
| longueur de la suture avec le postorbitaire | 39 |
| largeur de la suture avec le frontal | 16 |
| largeur postérieure à la transversale de la suture avec le postorbitaire | 25 |

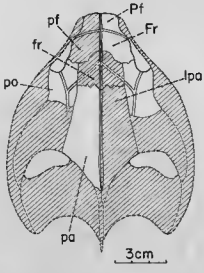



FIG. 45. — *Chelydropsis sansaniensis* (Bergounioux, 1935) ; Sansan, Helvétien ; MNHN.
Reconstitution de la face dorsale du crâne à partir de plusieurs spécimens dont le pariétal gauche SA 2013, × 3/7.
*Fr*, écaille Frontale ; *fr*, frontal ; « *Ipa* », écaille « Interpariétale » ; *pa*, pariétal ; *Pf*, écaille préfrontale ; *pf*, préfrontal ; *po*, postorbitaire.

Le pariétal est relativement moins large à l'arrière que chez les genres actuels, le degré de divergence du bord latéral par rapport au bord médial étant faible par rapport aux genres américains et égal à celui des pariétaux de *Chelydropsis* d'Artenay et du Pech-du-Fraysse.

Le bord postérieur dorsal est rectiligne comme chez *Macroclemys* ; il est difficile de se rendre compte du degré de recouvrement de la « fosse temporale » supérieure ; d'après l'angle formé par le bord postérieur et le bord médial, il devait être voisin de celui de *Macroclemys*.

On a vu que le long du bord médial, un sillon indique la division longitudinale de l'écaille « Interpariétale » et que le sillon latéral de cette écaille n'est pas imprimé sur l'os parce qu'il se situait probablement sur le postorbitaire adjacent.

Le *processus inferior parietalis* est brisé, ce qui empêche de le comparer à celui d'Artenay.

La reconstitution de la face dorsale du crâne, Fig. 45 (et voir tableau 18), a été faite à partir des trois os du crâne ramenés à des proportions compatibles en tenant compte de la forme de la mandibule (Fig. 46). Ainsi qu'on l'a supposé à Artenay le crâne devait être assez large, avec un contour plus proche de celui de *Chelydra* mais un museau large plus proche de *Macroclemys*, quoique moins projeté que celui des deux actuels. Les orbites étaient orientées latérosupérieurement comme chez *Chelydra* mais, du fait de la coudure du bord dorsal postérieur, leur ouverture vers le haut était plus accentuée. Leur bord supérieur était mince, non crénelé, non dressé contrairement à *Chelydra*, non

Source : MNHN, Paris

abaissé contrairement à *Macroclemys* et consécutivement l'espace interorbitaire était plan. Le frontal était en position reculée plutôt comme chez *Chelydra* par opposition à *Macroclemys* où il se poursuit presque jusqu'à la limite antérieure des orbites du fait du raccourcissement relatif des préfrontaux. En arrière du bombement postérieur du crâne, l'échancrure postérieure était modérée.

Écailles : de chaque côté dans la partie médiale, une Préfrontale, une Frontale, une « Interpariétale » ou Pariétale. Pas d'écaille impaire (voir en appui de cette affirmation le dessin de *Ch. « allingensis »* Fuchs, 1939).

d) *Carré*.

Connu uniquement par la partie postéroinférieure comportant le processus articulaire de deux carrés gauches SA 2014, Pl. XXXVIII fig. 5-6, et SA 2016.

Mesures : en mm, comparées avec celles des espèces actuelles.

| | *Ch. sansaniensis* | | *M. tenuminckii* | *Chelydra serpentina* | |
|---|---|---|---|---|---|
| | SA 2016 | SA 2014 | 1413-25 | 1870-465 | 1889-200 |
| longueur du crâne. | | | 192 | 64 | 107 |
| hauteur entre l'incisure columellaire et le plan ventral du condyle articulaire. | 20 | 23 | 45 | 13 | 21 |
| largeur du condyle mandibulaire à sa base. | 23 | 21 | 37 | 7 | 12 |
| % largeur/hauteur. | 115 | 91,5 | 82,2 | 53,8 | 57,1 |

Les deux processus articulaires conservés sont épais, massifs, grands par rapport aux os du crâne décrits plus haut et plutôt en accord de taille individuelle avec les restes de mandibules décrits plus bas. Comparés aux spécimens examinés de *Macroclemys* et de *Chelydra*, les carrés sont courts entre l'incisure columellaire et le condyle articulaire, par rapport à la largeur de ce dernier mais plus proches de *Macroclemys* que de *Chelydra*.

En vue latérale, Pl. XXXVIII fig. 6, le carré est clos en arrière de l'incisure columellaire (inc.col) ; à l'endroit où il se ferme sur lui-même, c'est-à-dire à mi-hauteur du bord postérieur du pavillon du *cavum tympani*, les deux bords fusionnent en formant une crête (cr) qui masque en partie le débouché latéral de la columelle ; cette crête est fine et aiguë chez *Chelydra*, épaisse chez *Chelydropsis* et *Macroclemys*, mais chez ce dernier elle est plus ourlée et épaisse jusqu'au processus articulaire. À l'arrière, au-dessus de celui-ci, se trouve la gouttière du tube d'Eustache (gout.t.Eu) ; elle est limitée supérieurement par la crête postérieure de suture des deux bords du carré et inférieurement par une crête forte, comme chez *Macroclemys*, mais restreinte en largeur.

En vue postérieure, Pl. XXXVIII fig. 5, dans le coin médiosupérieur de la gouttière, juste au-dessous de la crête de suture du carré sur lui-même et près de la suture du carré avec le ptérygoïde, se trouve le gros foramen inférieur de la chorde du tympan ; sa position est identique à celle de *Chelydra* mais chez ce dernier il est minuscule ; chez *Macroclemys* il est également très petit et situé au-dessus de la crête.

Par rapport aux deux genres actuels : 1) le processus articulaire est plus court et moins dégagé au ptérygoïde ; 2) il est plus court entre les deux bords de la facette médiale du condyle qu'entre ceux de la facette latérale.

On ne peut dire si ces deux caractères ont une importance taxonomique au niveau du genre à cause des possibilités de variations infragénériques.

3 — *La mandibule.*

Cinq fragments de dentaires de divers individus dont le spécimen SA 2012, Pl. XXXVIII fig. 4, et un fragment d'articulaire, Pl. XXXVIII fig. 3, reconstitution Fig. 46.

Source : MNHN, Paris

a) *Dentaire :*

Les mesures principales du meilleur spécimen SA 2012 ont été données p. 277, en comparaison de celles des dentaires d'Artenay. On a déjà vu que dans ces deux gisements la montée du dentaire vers le processus coronoïde était très abrupte, à 90° par rapport à la surface triturante, qu'au coin latéropostérieur celle-ci était concave et qu'elle était plus large en avant du coronoïde qu'au dit coin. Par rapport à Artenay on a vu aussi, dans le tableau de mesures de la p. 277, qu'à largeurs maxima postérieures de la surface triturante égales et hauteurs maxima de la losse dentaire externe égales, la mandibule de Sansan était plus étroite en avant du coronoïde et plus haute au processus coronoïde ; tous les fragments de dentaires de Sansan paraissent plus fins et plus élancés que ceux d'Artenay.

b) *Articulaire.*

Comporte une partie de l'*area articularis mandibularis* (a.art) ; à l'arrière, le *foramen posterior chorda tympani* (for.p.ch) est en position comparable à celle des genres actuels, mais comme chez *Chelydropsis sanctihenrici* (caractère du genre) le processus rétroarticulaire est long et visible dorsalement (pr.ret, Fig. 46).

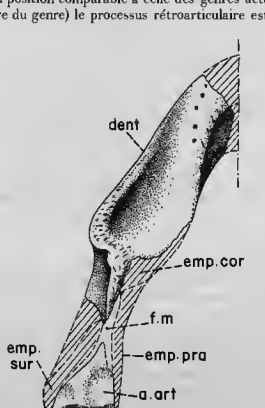



Fig. 46. — *Chelydropsis sansaniensis* (Bergounioux, 1935) ; Sansan, Helvétien ; MNHN. Reconstitution de la demi-mandibule gauche à partir de plusieurs spécimens, dont le dentaire SA 2012, × 1 ; vue dorsale.

*a. art, area articularis mandibularis* de l'articulaire ; *dent*, dentaire ; *emp. cor, emp. pra, emp. sur*, emplacements du coronoïde, du préarticulaire et du surangulaire ; *f. m, fossa meckeli,* ; *for. p. ch. foramen posterius chorda tympani* ; *pr. ret, processus retroarticularis.*

c) *Reconstitution.*

La Fig. 46 montre la moitié gauche d'une mandibule dont le contour antérieur ne peut être qu'arrondi, comme chez les autres espèces du genre. Elle est plus élancée que celle que l'on aurait

Source : MNHN, Paris

pu reconstituer à partir des spécimens d'Artenay. Son contour coïncide avec celui des figures de Meyer pour *Ch. murchisoni*.

4 — *Squelette postcrânien.*

Tous les os conservés (vertèbres, membres, ceintures) sont morphologiquement identiques à (ou proches de) ceux des autres espèces de la famille. Le manque de spécimens complets et leur faible nombre interdit toute comparaison précise. On peut toutefois faire quelques remarques à propos des vertèbres.

Vertèbres : provenant de plusieurs individus, les vertèbres de *Ch. sansaniensis* sont construites suivant le même modèle que chez les genres actuels ; même disposition des concavités et convexités condylaires et même dédoublement éventuel des faces antérieures et postérieures des centrums suivant le numéro d'ordre des vertèbres.

Exemples : 1) SA 2265 (avec la carapace de la Pl. XXXVIII).

Vertèbres cervicales :

5e procoele à cavité antérieure et condyle postérieur simples ;
6e procoele à cavité simple antérieurement et condyle double postérieurement ;
7e procoele à cavité et condyle doubles ;
8e procoele à cavité double antérieurement et condyle simple postérieurement ;

Vertèbres dorsales :

1re coelophane à cavité antérieure et face postérieure simples ;
2e amphiplane.

2) Par recoupement, d'après les restes de deux autres individus :

Vertèbres dorsales :

10e dorsale à faces plates antérieurement et convexe à l'arrière.

Vertèbres sacrées :

1re absente, serait coelophane ;
2e amphiplane.

Vertèbres caudales :

1re absente, serait à faces plate antérieurement et convexe postérieurement ;
2e absente, serait procoele ;
3e procoele ;
4e amphicoele ;
5e à 17e opisthocoeles.

Remarque : la colonne vertébrale postérieure figurée par Bergounioux et Crouzel, 1963, Fig. 6, est composite ; elle comporte notamment deux restes de cervicales de Mammifères (Cervidé ?), les deux premières, et la 5e cervicale de *Chelydropsis* (la 3e de la colonne). La Fig. 7 représente également un fragment de vertèbre cervicale de Mammifère (dernière de Cervidé peut-être).

Les vertèbres cervicales et les premières dorsales qui appartiennent à de grands individus sont parfois plus proches morphologiquement de celles de *Macroclemys* que de celles de *Chelydra*, mais il y a quelques différences :

— ainsi chez l'individu SA 2265 (carapace 420 mm), les deux protubérances situées immédiatement en-dessous du condyle postérieur des *4e et 5e cervicales* sont épaisses et fortes, dépassant latéralement le condyle comme chez *Macroclemys* ; la crête ventrale de la 5e est longue et très haute, dépassant inférieurement le niveau du bord inférieur du condyle antérieur ; cependant le bord antérieur du centrum de la 8e cervicale est arrondi de part et d'autre de la crête ventrale médiane et non échancré comme chez les actuels ;

— *le centrum de la 1re dorsale*, plan ventralement chez *Macroclemys*, porte ici comme chez *Chelydra* une légère crête médiane ventrale séparant deux concavités latérales ; mais de chaque côté la facette latérale antérieure de réception de la première côte et la partie antérieure de celle de la deuxième côte (toutes deux portées par la pleurale 1) ne sont pas séparées comme chez *Chelydra*, mais jointives comme chez *Macroclemys* ; la deuxième côte a une extrémité médiale longue et l'espace

Source : MNHN, Paris

entre les extrémités médiales libres des deux premières côtes est réduit ; la deuxième facette a sa partie postérieure sur le centrum de la deuxième vertèbre dorsale ; elle forme alors un coin rentrant à angle droit comme chez les deux genres actuels occasionnellement. Le centrum de la deuxième dorsale est long comme chez *Macroclemys* et le grand *Chelydra* (390 mm de carapace) ; mais la face ventrale est élevée sagittalement (une section transversale au milieu serait triangulaire) alors qu'elle est presque plane chez *Chelydra*, à peine bombée médianement chez *Macroclemys*. Il faut toutefois noter qu'il y a chez ce dernier des variations individuelles dans l'incurvation et le bombement des faces ventrales des vertèbres dorsales ; chez un des individus observés on trouve ainsi des centrums élevés sagittalement vers l'arrière de la colonne dorsale.

COMPARAISON.

On a signalé au cours de la description les différences essentielles de *Ch. sansaniensis* par rapport à l'espèce *sanctihenrici* et l'espèce d'Artenay. Pour ne pas me répéter je ne reprendrai ici que les caractères montrant une évolution de la carapace par rapport aux espèces antérieures ; puis, une rapide comparaison avec l'espèce *murchisoni*, dont les distinctions principales ont été données dans la diagnose, sera faite.

1 — *Évolution par rapport aux formes antérieures :*

— Forme élargie des neurales et particulièrement de la première, dans sa partie moyenne, son bord antérieur paraissant relativement plus étroit.
— Élargissement de l'encoche pygale.
— Allègement de la carapace de plus grandes dimensions (os plus minces, fontanelles persistantes).
— Allègement de la liaison carapace-plastron, raccourcissement des processus hyoplastraux, fontanelles latérales.
— Approfondissement des encoches du pont, particulièrement l'axillaire.
— Allongement et allègement postérieur de l'entoplastron.
— Étrécissement des xiphiplastrons et réduction des écailles anales.
— Perte de l'ornementation de costulations radiaires, élargissement avec dédoublement des sillons costaux et vertébraux.
— Élargissement des Gulaires et du bord antérieur épiplastral.

À cette évolution de la carapace s'ajoute celle, mentionnée plus haut, de la mandibule.

2 — *Comparaison avec les autres espèces du groupe murchisoni.*

Tant que la révision de l'espèce de Viehhausen (« *allingensis* ») n'aura pas été faite, il est impossible d'établir ses relations précises avec l'espèce *sansaniensis*. Il en est de même pour l'espèce « *carinata* » : absence de donnée sur les épiplastrons, la profondeur des encoches du pont, rapports des périphériques du pont et des processus plastraux, etc...

Il semble que cette dernière espèce, type du genre, corresponde à un stade moins évolué que l'espèce *sansaniensis* : l'entoplastron est conforme à celui du grand spécimen de *murchisoni* et les sillons costaux et vertébraux sont figurés comme dédoublés, mais Peters a représenté des stries sous les écailles de la carapace. Malheureusement, si l'on est sûr que les costulations radiaires sont absentes à Sansan, il n'en n'est pas de même pour les autres espèces d'Europe pour lesquelles on n'a pas de photographie.

Vis-à-vis de *Ch. murchisoni* : certains caractères présumés de distinction spécifique pourraient tenir à des variations individuelles ou bien à une méconnaissance de *Ch. murchisoni*, faute d'observation directe des spécimens. Ainsi, la largeur relativement plus faible, chez *Ch. sansaniensis*, des épiplastrons est présumée d'après les deux figures de Meyer, 1845 : un des deux plus grands épiplastrons de Sansan (SA 2034) correspond par ses dimensions à l'épiplastron gauche de la Pl. 12 de Meyer, sauf au bord latéral où il mesure 4 mm de moins en largeur en avant et 3 mm de plus en arrière. Le contour

Source : MNHN, Paris

de l'épiplastron est un peu différent à Sansan puisqu'on a encore une légère mais nette marque d'étrécissement Gulaire latéral, alors qu'à Oeningen (*murchisoni*) la courbe du bord latéral est régulière, pratiquement sans marque d'étrécissement. Il en est de même sur la Pl. 11 de Meyer pour un spécimen plus petit.

Tous les autres épiplastrons de Sansan (voir Fig. 44 et Pl. XXXVII), un peu plus petits que le n° 2034, sont construits comme lui et diffèrent pareillement des deux spécimens d'Oeningen. La distinction est prudemment maintenue entre les deux espèces en attendant la révision du matériel étranger.

Pour le moment, on considèrera que les caractères de *Ch. murchisoni* tels que la plus grande largeur antérieure des épiplastrons, l'approdondissement relatif de l'encoche inguinale et la réduction des extrémités des processus plastraux (les hyoplastrons ne s'étendant pas jusqu'à la troisième périphérique) marquent, s'ils sont exacts, une évolution spécifique dans l'allègement plastral.

## CONCLUSION

### I. Tableau de répartition du genre *Chelydropsis*.

Dans le tableau 19, un certain nombre de spécimens de groupe indéterminé n'ont pas pu être placés; ce sont[1] :

Groupe *murchisoni*? — *Chelydropsis* sp., Miocène supérieur et Pliocène d'Europe Centrale, voir Młynarski, 1963, 1966, 1969 ;
— *Chelydropsis* « *argillarum* » Laube, 1900 : Miocène de Preschen.

Groupe *sanctihenrici*? — *Chelydropsis* sp. : Helvétien inférieur de Thenay (Faluns de Pontlevoy) ;
— *Chelydropsis* sp. : Aquitanien supérieur de La Brète.

### II. Origine des espèces d'Europe.

Le genre *Chelydropsis*, représenté de l'Oligocène au Pliocène comporte des espèces encore mal définies et d'âge imprécis, aussi bien en Europe occidentale qu'en Asie. Dans ces deux régions, l'évolution s'est faite dans le même sens en ce qui concerne l'élargissement antérieur des épiplastrons. La comparaison ne peut être poussée plus loin, faute de certains renseignements au sujet notamment des deux espèces asiatiques (Bassin de Zajsan, Kazakhstan) décrites par Čkhikvadze, 1971 a : on ne sait rien encore, par exemple, de la présence de costulations radiaires, de l'éventualité du dédoublement des sillons costaux et vertébraux, de l'épaisseur et du mode de contact des processus hyohypoplastraux et des périphériques du pont, enfin de la profondeur des encoches axillaires et des proportions relatives du plastron. Pour la largeur épiplastrale, les deux groupes de Meyer, *decheni* et *murchisoni*, sont représentés par les deux espèces *minax* et *poena* en Asie, et en France par les espèces *sanctihenrici* et *sansaniensis* ; malgré son âge stratigraphique, il semble que *poena* (voir Čkhikvadze, 1971 et 1973) représente un stade relativement moins évolué que *sansaniensis*, d'après la largeur inférieure de son épiplastron, et que les deux espèces d'Asie se distinguent des espèces françaises par la longueur supérieure de la symphyse épisplastrale relativement à sa largeur ; en outre *minax* diffère de *sanctihenrici* par la minceur de sa région Gulaire. L'origine asiatique de la plupart des Tortues continentales Cryptodires d'Europe a été supposée à maintes reprises (voir Hummel, 1929) et c'est aussi l'hypothèse de Čkhikvadze. Malheureusement l'âge des premiers représentants du genre n'est pas précis ; Oligocène « inférieur » pour *Ch. minax* en Asie, et, en Europe, Stampien inférieur d'Alzey (*Chelydropsis* sp.), Oligocène de Provence, Stampien de Saint-Henri et de Manosque. Il est parfaitement possible que les espèces d'Alzey et d'Asie soient plus anciennes que celles de France, lesquelles seraient issues des précédentes et donc d'Europe Centrale et d'Asie : ce n'est pas encore prouvé.

1. Voir aussi Addendum, p. 295, « *Macrocephalochelys* » *pontica*.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 19. — Tableau de répartition du genre *Chelydropsis*.

| | | | Europe occidentale | | Asie |
|---|---|---|---|---|---|
| Miocène supérieur | Groupe murchisoni ********** | Sarmatien | murchisoni | Oeningen (Suisse) ******** | |
| | | Tortonien | "allingensis" | Viehhausen (Autriche) ********** | poena |
| | | Helvétien | sansaniensis | Sansan ****** | |
| | | | carinata | Wies-Eibiswald (Autriche) ********** | |
| Miocène inférieur | | | sp. | Suèvres ******* | |
| | | Burdigalien | | Artenay ******* | |
| | | | | Faluns savignéens ********** | |
| Oligocène supérieur | Groupe decheni - sanctihenrici | Aquitanien | ? "meilheuratiae" | Saint-Gérand-le-Puy, Créchy | |
| | | | decheni | Siebengebirge (Allemagne) | |
| | | | sp. | Fajac-la-Relenque | |
| | | Stampien supérieur | sp. | Vernet | |
| | | | sp. | La Milloque, Pechbonnieu | |
| | | | sp. | Pech-du-Fraysse | |
| | | | sanctihenrici | Marseille-Saint-Henri | |
| | | | "manuascensis" | Manosque | |
| Oligocène inférieur | | Stampien inférieur | sp. | Alzey (Allemagne) | minax |

### III. Origine de *Chelydropsis* (voir Addendum, p. 295).

Čkhikvadze (1973 a) estime que comme tous les Chélydridés (au sens large, Kinosternidae compris), *Chelydropsis* est d'origine asiatique : il serait issu des Sinemydidae du Jurassique supérieur ou Crétacé inférieur de Chine. Pour cet auteur, *Chelydropsis* ne serait pas issu d'*Hoplochelys* du Paléocène inférieur de New Mexico (forme mal connue présumée chélydridienne au sens large et pour moi pro-

Source : MNHN, Paris

bablement déjà kinosternidienne) mais en revanche il serait à l'origine des formes actuelles américaines comme *Chelydra*, *Macroclemys* et *Claudius*. Ce dernier est un Staurotypiné américain de la famille des Kinosternidae, dont le plus ancien représentant sûr est *Xenochelys formosa* (voir Williams, 1952 a) de l'Oligocène inférieur (Chadronian) du Dakota du Sud, trop spécialisé et trop proche stratigraphiquement de *Chelydropsis* pour en être issu : je pense que les Chelydridae s. s. et Kinosternidae sont plus anciennement séparés (et c'est pourquoi il serait intéressant de réviser *Hoplochelys*).

Or le premier vrai Chelydridé s. s., *Protochelydra zangerli* a été décrit récemment par Erickson, 1973 ; il date du Paléocène du Dakota du Nord ; il n'est pas possible que les Chelydridae actuels américains, au sens large, soient issus de *Chelydropsis*, connu depuis l'Oligocène inférieur et contemporain de *Xenochelys*, alors qu'un vrai Chelydridé s. s. date du Paléocène ; *Protochelydra* est connu principalement par un crâne, un plastron incomplet et une périphérique ; le crâne n'a pas été décrit ni figuré suffisamment pour qu'on puisse vérifier certaines assertions au sujet de son anatomie, et il est difficile de faire la part des ressemblances et des convergences. En tout cas il est certain qu'il a, par son plastron, des relations d'une part avec les *Chelydropsis* oligocènes, d'autre part principalement avec *Macroclemys* et *Chelydra* ; d'après le crâne et le plastron, je suppose même qu'il est déjà engagé dans la voie évolutive des genres actuels américains et non dans celle de *Chelydropsis*[1].

Je pense donc que *Chelydropsis* n'est pas l'ancêtre des formes américaines, qu'il a évolué de son côté dans la région paléarctique de l'Ancien Monde et que c'est *Protochelydra* qui est à l'origine des Chelydridae miocènes américains ayant abouti à *Macroclemys* et *Chelydra*.

En ce qui concerne l'origine commune supposée des Kinosternidae et Chelydridae, elle a été cherchée chez les Dermatemydidae ; il faudrait une forme antérieure au Paléocène, date d'apparition du premier Chélydridé et peut-être du premier Kinosternidé.

Or, il est possible que les Chelydridae soient déjà différenciés au Crétacé inférieur, antérieurement au premier Dermatémydidé (supposé) connu (voir Hay, 1908). En effet, je me demande si une forme du Crétacé inférieur de Gobi ne serait pas déjà chélydridienne (voir Addendum). Reste l'hypothèse intéressante de Čkhikvadze sur l'origine de ces familles dans les Sinemydidae ; il faudrait situer cette « famille » par rapport à celle des Plesiochelyidae et voir les relations possibles de ces deux groupes avec les Chelydridae.

Tout récemment ; Caffney (1975 a) (à la suite des travaux de zoologues tels Zug, 1966, MacDowell, 1961, 1964, Parsons, 1968, Parsons et Stephens, 1967, Albrecht, 1967) sépare des Testudinoidea (*sensu* Romer), les Kinosternidae et Dermatemydidae, pour les rattacher aux Trionychidae et Carettochelyidae (Trionychoidea) ; s'il est vraisemblable que ces deux couples de familles ont un ancêtre commun, je pense toutefois qu'il faut maintenir entre eux une séparation dans la taxonomie. En attendant une analyse précise des travaux de Gaffney et de leurs conséquences, je ne me prononce pas encore sur les relations phylétiques de tous les groupes évoqués ici.

## ADDENDUM

## À LA FAMILLE DES CHELYDRIDAE

Depuis la rédaction du présent mémoire, Gaffney a publié (1975 c) un texte très intéressant sur les relations des genres de Chelydridae. Il analyse certains caractères du crâne de *Protochelydra*, *Chelydra*, *Macroclemys* et *Macrocephalochelys*, ainsi que de *Platysternon* (genre actuel d'Asie, Platysternidé). « *Macrocephalochelys* » Pidoplichko et Tarashchuk, 1960, d'Ukraine, m'apparaît comme synonyme de *Chelydropsis*, ainsi que l'indiquait Čkhikvadze (1971 a, b). De ce fait, bien que n'ayant pas eu à ma disposition la publication des auteurs de ce genre et bien que n'ayant pas encore observé de squelette de *Platysternon*, je ferai dès à présent quelques remarques.

1. Voir Caffney, 1975 c.

Source : MNHN, Paris

Gaffney met en évidence les caractères communs aux genres cités, est amené à inclure *Platysternon* dans les Chelydridae, montre le sens de l'évolution des caractères considérés et, en fonction des synapomorphies, distingue des groupes monophylétiques, ce qui se traduit par la création de sous-familles, tribus et sous-tribus (voir l'auteur).

Je me range aux arguments de Caffney en ce qui concerne le *sens de l'évolution* des caractères du crâne examinés. Il devient évident, notamment, que ces caractères sont moins évolués chez *Chelydra* que chez *Macroclemys* (contrairement à certains caractères de la carapace analysés dans ce mémoire), « *Macrocephalochelys* » et *Platysternon*, lesquels sont regroupés en une tribu des Platysternini par Caffney.

Le rapprochement de *Platysternon* et des Chelydridae n'est certainement pas négligeable. Toutefois les positions phylétiques de *Platysternon* et de *Chelydropsis* par rapport aux genres américains ne sont pas encore claires pour moi. Il faudrait réexaminer la valeur des caractères : le développement d'un certain nombre d'entre eux, soit considérés comme synapomorphes, soit supposés tels par Caffney, pourrait être le fait d'une évolution parallèle à l'intérieur du groupe ; les développements du préfrontal, de la couverture temporale postérieure et latérale, de becs prémaxillaire et mandibulaire, sont réalisés chez d'autres Cryptodires (Emydidae, Kinosternidae) et chez des Pleurodires (*Peltocephalus*, *Erymnochelys*, *Dacquemys*) à des degrés divers et en association ou non les uns avec les autres.

D'autre part certains caractères, en principe caractéristiques de la tribu des Platysternini, ne sont jamais présents chez *Chelydropsis*, dès son apparition en France au Stampien (ni de bec, ni de symphyse mandibulaire pointue, ni de surfaces triturantes étroites et peu profondes). D'autres caractères qui, à première vue, ne paraissent pas convergents; comme l'étrécissement des ptérygoïdes chez *Macroclemys* et *Platysternon*, ne sont pas non plus le fait de *Chelydropsis* (dont les ptérygoïdes sont même moins étrécis que chez *Chelydra* au Burdigalien d'Artenay, donc bien après l'apparition du genre au Stampien). En revanche, certains traits communs à *Chelydropsis* et *Platysternon* ne sont pas présents chez *Macroclemys* tel le contact postorbitaire et maxillaire mis en évidence par Gaffney (d'où le regroupement des deux premiers en une sous-tribu) ; j'y ajoute la relative étroitesse du pariétal au bord de l'échancrure temporale postérieure, *contrairement aux genres américains*, et la présence du processus rétroarticulaire à la mandibule, contrairement à *Macroclemys* et *Chelydra* (la mandibule de *Protochelydra* étant inconnue).

Les caractères évolués mis en évidence par Gaffney peuvent s'être réalisés de différentes façons chez les genres concernés, ce qu'il faudrait étudier. Il serait nécessaire de faire la part des parallélismes et des synapomorphies, et chercher de nouveaux caractères dérivés chez tous les genres de Chelydridae. En outre, il n'y a pas lieu d'écarter *a priori* l'examen des carapaces.

Par ailleurs, j'ai eu connaissance d'une publication de Sukhanov et Narmandakh (1974 ; en russe, non traduite encore) : d'après l'observation des photographies des crânes et des carapaces du « microbaenidé » *Hangaïemys hoburensis*, n. gen., n. sp., Crétacé inférieur de Mongolie, je me demande si la famille des Chelydridae pourrait être soit déjà représentée avec cette espèce, soit alliée à l'origine avec elle. Dès à présent, j'envisage cette possibilité dans le tableau 22.

En définitive, un réexamen des caractères du squelette, mandibule et carapace comprises, des genres étudiés par Caffney est donc nécessaire à la lumière de :

1) la synonymie *Macrocephalochelys* = *Chelydropsis*, l'étude des spécimens de ce genre faite dans ce mémoire et l'évolution qui s'y manifeste entre le Stampien et le Pliocène ;

2) l'examen d'*Hangaïemys hoburensis* ;

3) l'observation des Kinosternidae, Emydidae et même Pelomedusidae ayant acquis une ou plusieurs structures comparables à celles évoquées par Caffney.

Une telle étude permettra en outre de reposer le problème des relations phylétiques entre la « lignée » Kinosternidae-Dermatemydidae et les autres lignées de Testudinoidea et de Trionychoidea.

Source : MNHN, Paris

# CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

# CONCLUSIONS GÉNÉRALES – PALÉOBIOGÉOGRAPHIE

## I – RÉSUMÉ DE L'ÉTUDE ANATOMIQUE

La détermination du matériel et la redéfinition des taxons des six familles étudiées ont permis de proposer quelques solutions aux problèmes qui se présentaient ; certains résultats peuvent être soulignés :

### 1 – PLEURODIRES : PELOMEDUSIDAE

Après avoir distingué les genres d'après leur anatomie, il fallait établir des relations entre les groupes de genres dès leur origine. Il m'apparaît que deux radiations ont pu se produire chez les Pelomedusidae, à partir de la souche dans les formes primitives du Trias et Jurassique :

– ou bien radiation indépendante : 1°) des Pelomedusidae dulçaquicoles, Podocnemidinae (représentés en France à l'Eocène) et Pelomedusinae principalement, et 2°) des Pelomedusidae marins-côtiers (représentés en France par *Taphrosphys* au Montien) ;

– ou bien radiation du second groupe, marin-côtier, à partir du premier, dulçaquicole, lequel est représenté le plus anciennement par *Platycheloides* (Aptien d'Afrique).

Relations entre les genres de Podocnemidinae :

Ce groupe est supposé avoir irradié à partir de l'Afrique-Amérique du Sud au Crétacé inférieur ; il convient de séparer avec Williams les trois formes actuelles incluses dans *Podocnemis* s. l. ; il apparaît, d'après les caractères des crânes et des carapaces, que dès le Crétacé supérieur une lignée sud-américaine, lignée de *Podocnemis* s. s., était séparée d'un groupe ayant donné d'une part *Peltocephalus* en Amérique du Sud, d'autre part *Erymnochelys* en Afrique. C'est de ce second groupe que s'est en outre détachée, au plus tard au Crétacé supérieur, la forme ayant produit *Neochelys*, du Tertiaire d'Europe, lequel a coexisté avec *Erymnochelys*, également présent en Europe à l'Eocène.

### 2 – CRYPTODIRES

a – **La superfamille des Trionychoidea** : elle a été admise ici avec deux familles : Trionychidae et Carettochelyidae.

TRIONYCHIDAE :

J'ai d'abord montré comment distinguer les Trionychinae et les Lissemydinae. Pour les Trionychinae, seuls représentés en Europe, le principal problème était la détermination des genres et espèces : grâce à l'étude des espèces actuelles du genre compréhensif *Trionyx* s. l., j'ai montré que la face palatine du crâne était indispensable pour toute détermination.

Source : MNHN, Paris

Bien que son crâne soit encore mal connu, le genre *Palaeotrionyx*, principalement caractérisé par sa très grande carapace, incomplètement ossifiée et peu décorée, a été reconnu en Amérique du Nord comme, provisoirement, en Europe au Paléogène (?) et à l'Eocène inférieur. Je l'ai distingué de *Trionyx* s. s., nom que j'ai réservé à la lignée euroafricaine, une des lignées de *Trionyx* s. l. J'ai caractérisé *Trionyx* s. s. par la morphologie palatine du crâne, à petites choanes éloignées d'un grand foramen intermaxillaire, et à sillon palatin à bords parallèles seulement en avant des choanes. J'ai réservé le nom de *Platypeltis* à la lignée nord-américaine et celui d'*Amyda* au groupe asiatique ; dans celui-ci, plusieurs subdivisions peuvent être envisagées : *Rafetus*, connu dès l'Oligocène, *Aspideretes* et *Amyda* s. s., probablement séparés très anciennement ; faute de matériel je ne peux préciser leur date de différenciation ; les genres et sous-genres ont été également distingués, dans ce mémoire, par leur morphologie palatine et en l'absence de crânes il n'est pas possible de les déterminer.

CARETTOCHELYIDAE :

Le principal problème était la distinction des genres. Trois sont ici admis, dans l'état actuel de nos connaissances, et comparés :

— *Allaeochelys*, Eocène d'Europe, le plus anciennement représenté, à plastron grand et massif, à carapace dorsale dépourvue d'écailles, sauf exception.
— *Anosteira*, Eocène d'Amérique du Nord et d'Asie, à plastron gracile et étroit, à carapace dorsale comportant toujours des écailles.
— *Carettochelys*, connu dès le Miocène en Nouvelle-Guinée uniquement, considéré comme issu d'une espèce asiatique massive, à plastron encore plus grand et plus large que chez *Allaeochelys*, à carapace dorsale comportant des écailles, seulement occasionnellement, chez le nouveau-né.

J'ai montré d'une part que la distinction des espèces et la reconnaissance définitive des deux genres fossiles ne seraient possibles qu'après révision de la famille à l'échelle mondiale, et, d'autre part, que la reconnaissance de sous-familles ne pouvait pas encore être envisagée.

b — **La superfamille des Testudinoidea.**

EMYDIDAE ET TESTUDINIDAE :

Ces deux familles ont été brièvement présentées, en attendant leur révision complète, afin d'en tenir compte dans l'étude des répartitions comparées des familles.

— Emydidae : quatre genres sont représentés au Tertiaire de France : *Palaeochelys*, *Mauremys*, *Ptychogaster* et *Clemmydopsis*. Seul le second subsiste actuellement, en Europe avec *Emys*, genre apparu au Quaternaire d'Europe, d'origines géographique et phylétique encore mystérieuses. Les genres ont été définis ici d'après leur carapace et notamment d'après la morphologie du plastron : région gulaire, processus latéraux en particulier.
— Testudinidae : les genres sont difficiles à distinguer mais particulièrement intéressants par l'évolution parallèle de la carapace à travers les lignées. En m'appuyant sur les études antérieures de Williams, j'ai montré qu'à partir de la forme éocène *Hadrianus*, deux genres distincts de « Géochéloninés » ont gardé la morphologie primitive de la partie suprapygale de la carapace : *Ergilemys* et *Cheirogaster*, tandis qu'un troisième genre, *Testudo*, apparu plus tard, à l'Aquitanien, évoluait à partir d'*Ergilemys*. Par son évolution, le bourrelet épiplastral du plastron s'est avéré utile pour la détermination des espèces.

CHELYDRIDAE :

Les espèces du genre *Chelydropsis*, seul représentant de la famille au Tertiaire d'Eurasie, parallèlement aux genres d'Amérique du Nord, sont encore difficiles à distinguer. Mais il a tout de même été possible de montrer qu'une évolution se faisait entre l'apparition des premiers représentants au Stampien et leur disparition au Miocène supérieur ; la taille augmente, mais la carapace dorsale et la région des ponts s'allègent, tandis que le lobe antérieur du plastron s'élargit.

Source : MNHN, Paris

## II — RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE DES FAMILLES ÉTUDIÉES

Trois tableaux sont d'abord présentés, pp. 325, 330, 333 :

— TABLEAU 20 : les principaux gisements français ayant livré les Tortues étudiées, sont regroupés.

Ce tableau permet de voir la répartition paléogéographique des genres, en complément de la liste des gisements précédant l'étude anatomique du matériel.

Les localités ont été disposées en six régions, les mêmes que celles de la Fig. 49.

Les lignes horizontales séparent les différents niveaux des étages. En cas de doute sur la position stratigraphique des gisements, des flèches indiquent la position plus ancienne ou plus jeune, telle qu'elle peut être envisagée.

Pour les corrélations entre les régions et pour la stratigraphie, voir notamment Pomerol, 1973.

Sur ce tableau, les genres sont représentés par des symboles (cf. légende) et les figurés regroupent les genres par famille, ce qui permet de voir les extensions géographiques et stratigraphiques.

— TABLEAU 21 : liste des genres de Tortues continentales étudiés avec leur extension stratigraphique.

La première colonne concerne la France, la seconde l'Europe hors de France. Les suivantes concernent les grandes régions du Monde hors d'Europe ; en cas d'absence de genre européen dans ces régions, j'ai fait figurer le genre correspondant : par exemple, *Platypeltis*, d'Amérique du Nord, a évolué parallèlement à *Trionyx* s. s. ; de même *Echmatemys* d'Amérique du Nord (et Asie) a évolué parallèlement à *Ceiselemys* puis *Ptychogaster* d'Europe : ces genres sont issus d'une même forme laquelle s'est diversifiée dans les différents continents.

— TABLEAU 22 : répartition mondiale des familles étudiées.

Quelques familles (ou groupes), dérivées de celles qui sont représentées en France, sont également figurées. Toutes les familles de Testudinoidea du Monde ne sont pas représentées ; il manque les Dermatemydidae (Amérique du Nord, Asie ; Europe au Crétacé supérieur ?), Kinosternidae (Amérique) et Plastysternidae (Asie).

### 1 — *EXAMEN DE LA RÉPARTITION DES TORTUES CONTINENTALES EN FRANCE*, d'après le tableau 20.

#### a — Examen de la richesse de la faune, par régions.

La richesse apparente qui dépend du hasard des découvertes et la richesse réelle qui dépend des transgressions et régressions marines et des variations des conditions écologiques et climatiques, ne se distinguent pas toujours.

Ont livré des Tortues continentales fossiles les régions suivantes :

RÉGION 1 : le Bassin Parisien (Est) pendant le Paléocène et l'Eocène inférieur, puis à Montmartre : les cinq familles existant à l'époque.

RÉGION 2 : l'Anjou-Orléanais pendant le Burdigalien et l'Helvétien inférieur : les quatre familles existant à l'époque (Carettochelyidae et Pelomedusidae étant éteints).

Source : MNHN, Paris

RÉGION 3 : l'Alsace, aux alentours de la limite Eocène-Oligocène : le seul genre *Ptychogaster* (Emydidé).

RÉGION 4 : le Centre de la France (Auvergne, Bourbonnais, Limagne), après le bref épisode thanétien de Menat, pendant l'Oligocène et le Miocène inférieur : toutes les familles existant à cette période ; au Miocène supérieur ce n'est plus le Centre exactement, mais les régions avoisinantes à l'Est (Bresse, région rhodanienne) qui comportent des Tortues terrestres ou *Ptychogaster* seulement.

RÉGIONS 5 ET 6 : le Sud-Ouest (5), Languedoc-Aquitaine, et la Provence (6), du Crétacé supérieur au Pliocène compris. Au cours du Paléogène, l'Aquitaine est souvent recouverte par la mer ; elle est cependant plus riche en localités fossilifères continentales que la Provence.

Dans ces deux régions, les Pelomedusidae sont presque exclusivement représentés du Crétacé supérieur au Cuisien supérieur. Ensuite, la faune s'enrichit par l'arrivée de toutes les autres familles, qui persistent jusqu'au Miocène inférieur inclus en Aquitaine ; après l'Helvétien inférieur, comme dans les régions 2 et 4, les Tortues aquatiques disparaissent pour des raisons climatiques, et les Tortues terrestres ou semi-terrestres sont seules représentées en de rares endroits. La Provence est appauvrie dès l'Aquitanien, donc plus tôt que l'Aquitaine-Languedoc. Au Pliocène, le bref épisode de Montpellier et Perpignan est de nouveau favorable aux Tortues aquatiques.

REMARQUES :

— L'absence d'un genre dans une localité n'est pas toujours significative ; il faut que les fouilles aient été bien menées pour qu'une absence représente une disparition ou une migration. Il faut donc considérer la région entière plutôt qu'une seule localité.

— Seule de toutes les régions, l'Alsace n'a livré qu'un seul genre. Dans les autres régions, les familles sont présentes aux périodes de leur existence, sauf en Aquitaine-Provence à l'Eocène inférieur où seuls les Pelomedusidae sont présents : ce qui tend à montrer que l'arrivée des autres familles s'est faite à partir du Nord.

**b — Examen de la répartition suivant la systématique.**

— PLEURODIRES :

Les premiers Pelomedusidae français apparaissent au Crétacé supérieur dans le Midi. Ils s'étendent au Nord, aussi bien par des formes marines comme *Taphrosphys*, du Montien du Mont-Aimé, que par des formes dulçaquicoles comme *Neochelys*, dès le Sparnacien, et *Erymnochelys* au Lutétien.

Mais si l'origine des deux derniers est en Afrique, celle de *Taphrosphys* n'est pas encore connue ; le genre est présent au Crétacé tout à fait supérieur d'Amérique du Nord et au Paléocène du Zaïre ; il pourrait même être présent en Afrique dès le Crétacé supérieur : on ne sait à partir duquel de ces deux continents il est parvenu en France ; l'espèce du Mont-Aimé est proche de l'espèce nord-américaine, ce qui milite en faveur de son origine en Amérique, mais l'espèce paléocène d'Afrique est mal connue et de datation paléocène imprécise.

*Neochelys*, issu d'un Pélomédusidé africain du groupe *Erymnochelys*, est un genre éocène et l'espèce de Montoulieu, dernier représentant de la famille (Stampien présumé) n'est pas typique du genre. Sa présence hors d'Europe (Afrique) n'est pas encore définitivement attestée.

*Erymnochelys* (Lutétien de Saint-Germain-en-Laye) est originaire d'Afrique, où il s'est particulièrement développé, et il est sans doute moins strictement dulçaquicole que *Neochelys*.

Remarque : les Pelomedusidae, Pleurodires, coexistent avec d'autres Tortues aquatiques, Cryptodires, les Trionychidae et les Emydidae.

— CRYPTODIRES TERTIAIRES :

L'apparition des genres s'échelonne au cours du Tertiaire. Les Cryptodires étudiés ici succèdent aux Cryptodires secondaires Baenoidea, dont deux représentants persistent au Thanétien de Berru et un au Thanétien de Ménat.

Source : MNHN, Paris

1) *Trionychidae.* Ils sont connus en France au Thanétien, c'est-à-dire plus tardivement qu'en d'autres contrées du Monde : je suppose qu'ils sont parvenus en Europe par l'Amérique du Nord et se sont étendus vers le Sud.

*Palaeotrionyx* et *Trionyx* s. s. apparaissent en même temps, peut-être au Paléocène de Belgique, sûrement au Sparnacien de Belgique et de France (et d'Angleterre ?) : en France, on ne les trouve conjointement avec certitude qu'au Sparnacien du Bassin Parisien. Le premier disparaît au Cuisien supérieur, tandis que *Trionyx* s. s. s'épanouit jusqu'à l'Helvétien inférieur inclus : ensuite ce dernier genre disparaît de France comme presque toutes les autres Tortues strictement aquatiques, jusqu'au Pliocène de Montpellier-Perpignan où il revient, pour disparaître ensuite de France comme de partout ailleurs en Europe, définitivement, à la fin du Pliocène.

*Trionyx* est associé avec des représentants de toutes les autres familles.

2) *Carettochelyidae (Allaeochelys)* exclusivement éocènes. C'est probablement par manque de documents que le genre n'est pas encore attesté en France entre le Cuisien du Bassin Parisien et le Bartonien du Castrais, alors qu'on le trouve au Lutétien de Belgique et d'Espagne. Son origine paraît nordique (Amérique du Nord).

3) *Emydidae.* Ils apparaissent au Sparnacien du Bassin Parisien, comme les Carettochelyidae et se maintiennent en France jusqu'au Pliocène inclus. Le tableau 20 montre que *Palaeochelys* est le genre le plus ancien; *Mauremys* apparaît au Stampien supérieur, coexiste avec le précédent puis s'épanouit au Miocène (Burdigalien) après l'extinction de *Palaeochelys* à l'Aquitanien.

*Ptychogaster*, venu du Nord-Est (Alsace) à l'Eocène supérieur, n'est en général pas associé avec les précédents : c'est seulement au Burdigalien de deux localités de l'Orléanais qu'on trouve ensemble *Ptychogaster* et *Mauremys*.

*Ptychogaster* est le plus résistant des genres « aquatiques » : c'est celui dont la morphologie de la carapace bombée est la plus proche de celle des Tortues terrestres et de même que certains émydidés actuels (*Terrapene*, « tortue boîte » et bombée comme lui) il devait être de mœurs terrestres ou semi-terrestres. Avec les tortues terrestres Testudinidés, il subsiste parfois au Miocène supérieur, quand les autres Tortues aquatiques disparaissent de France; sa période d'épanouissement se situe à l'Oligocène-Miocène inférieur.

*Clemmydopsis* n'est qu'épisodique en France : Helvétien inférieur de Sansan; il est apparu (venant de l'Est ?) juste avant que les conditions deviennent défavorables aux Tortues aquatiques en France, un peu après l'extinction des Crocodiles (*Diplocynodon*). L'espèce de Sansan est le premier représentant du genre.

4) *Testudinidae.* Leur présence n'est affirmée qu'au Cuisien, après celle des Emydidae. Ils se sont répartis dans toutes les régions (sauf l'Alsace) et ont été les plus résistantes des Tortues continentales pendant la période défavorable au groupe, au Miocène supérieur. Le tableau 20 montre comment se sont succédées les apparitions de : *Hadrianus* (Eocène), *Cheirogaster* (Ludien), *Ergilemys* (Stampien), enfin *Testudo* (Aquitanien). *Testudo* s'épanouit au Miocène et coexiste avec les grandes Tortues terrestres (« *Ergilemys* » ou *Geochelone* s. l. européens) jusqu'au Pliocène compris.

5) *Chelydridae.* Ils ont une vaste répartition géographique, comme les familles précédentes, mais un seul genre est présent en Eurasie, *Chelydropsis*, et son existence n'est pas très longue; apparu au Stampien supérieur, il disparaît de France avec les autres Tortues aquatiques peu après l'Helvétien inférieur de Sansan.

— CONCLUSION :

À l'exception des Pelomedusidae venus principalement d'Afrique, les Tortues tertiaires de France paraissent avoir une origine nordique et orientale.

— Le Thanétien marque en France l'apparition des Trionychidae et la fin des Baenoidea.

— À l'Yprésien se produit l'épanouissement des Tortues continentales tertiaires; cette explosion coïncide avec le début de l'Eocène (Sparnacien) et non avec le début du Paléogène (Paléocène).

— Il ne semble pas y avoir, faute de documents suffisants, un changement radical de la faune ché-

Source : MNHN, Paris

lonienne à la fin du Ludien; la grande coupure de Stehlin indiquant la base de l'Oligocène et l'établissement de relations avec l'Asie, séparé⁻ de l'Europe Occidentale pendant le Paléogène, ne correspond pas pour les Tortues à un renouvellement de genres; actuellement, on ne peut même pas dire s'il y a renouvellement d'espèces. Tant que le gisement de Montoulieu (Hérault), qui a livré le dernier pleurodire, est considéré comme Stampien, on ne peut pas dire non plus que la fin de l'Eocène marque la fin des Pelomedusidae.

— Un apport nouveau intervient sûrement au Stampien supérieur, mais peut-être un peu plus tôt, avec *Chelydropsis*, *Mauremys*, *Ergilemys*; cette arrivée marque alors seulement le rétablissement des relations avec l'Asie. A l'Aquitanien et à l'Helvétien, deux genres apparaîtront encore : *Testudo* et *Clemmydopsis*.

— Toutes les Tortues aquatiques, sauf *Ptychogaster* en de rares localités, ont disparu de France après le Vindobonien inférieur. Leur persistance dans d'autres pays d'Europe et le maintien des Tortues terrestres (Testudinidae), peuvent s'expliquer par un changement des conditions climatiques; les conditions ne redeviennent favorables aux Tortues strictement aquatiques qu'au Pliocène de Montpellier-Perpignan, mais seulement pour *Trionyx* et *Mauremys*.

— La fin du Pliocène marque le déclin des Tortues en France comme dans le reste de l'Europe occidentale. Seul a persisté *Testudo*, petite Tortue terrestre, et un seul genre nouveau, *Emys*, s'est différencié, on ne sait à partir de quel autre genre, et s'est acclimaté au Quaternaire en Europe.

## 2 — RELATIONS BIOGÉOGRAPHIQUES DE LA FRANCE

Les tableaux 21 et 22 mettent en évidence les relations de la France avec le reste de l'Europe (tableau 21) et le Monde en général (tableaux 21 et 22). Ils soulignent aussi l'originalité de la faune européenne (formes endémiques et genres particulièrement épanouis en Europe).

Au Crétacé supérieur-Eocène, l'Europe, dont particulièrement la France, est un lieu de rencontre entre les voies nordique occidentale (Amérique du Nord) et méridionale (Afrique). Au Stampien, l'Europe s'ouvre sur l'Asie.

A la fin du Tertiaire, puis au début du Quaternaire, l'Europe est de nouveau en communication avec l'Afrique, plusieurs voies ayant pu être utilisées par les Tortues : l'Espagne, l'Italie ou l'Asie Mineure.

### a — Relations avec les blocs continentaux.

AVEC L'AFRIQUE :

Comme cela a déjà été dit, les Pelomedusidae dulçaquicoles, tels *Neochelys* et *Erymnochelys*, ont une origine africaine.

On ne sait pas encore d'où est parvenu *Hadrianus* en Afrique (Eocène supérieur du Fayum), mais ce peut être à partir de l'Europe, sinon de l'Asie (?). Une relation Europe-Afrique, par l'intermédiaire de l'Asie Mineure ou non suivant les genres, s'établit à la fin du Tertiaire quand *Trionyx* s. s. (Miocène) puis *Testudo*, *Mauremys* et *Emys* pénètrent dans le Nord de l'Afrique. Les découvertes de fossiles dans ce continent ne sont pas encore suffisantes pour préciser les dates d'arrivée des genres.

AVEC L'AMÉRIQUE DU NORD :

Au Crétacé supérieur-Eocène, on a vu la présence en Amérique du Nord comme en Europe, de *Compsemys* (Baenoidé), *Palaeotrionyx*, *Taphrosphys*, *Hadrianus* et probablement *Allaeochelys*. Toutefois, les relations paraissent n'avoir eu lieu que dans le sens Amérique-Europe, sauf peut-être pour *Taphrosphys*, marin. En outre, elles ont été limitées et chacune des deux contrées a développé des formes propres. Notamment *Trionyx* s. s. s'est développé en Europe parallèlement à *Platypeltis*, et *Palaeochelys* indépendamment des Emydidae américains. Ces relations n'ont certainement pas duré

Source : MNHN, Paris

longtemps, probablement pas au-delà du Sparnacien-Cuisien ; *Anosteira* n'est apparemment pas entré en Europe et *Hadrianus* s'est diversifié différemment dans les deux continents ; en Amérique du Nord se sont développés *Hesperotestudo*, *Gopherus*, *Stylemys*, etc., tandis qu'en Europe se différenciaient *Cheirogaster* puis *Ergilemys*. En outre, les Pelomedusidae dulçaquicoles ne sont pas passés d'Europe en Amérique du Nord.

Enfin, les Chelydridae, déjà présents en Amérique du Nord au Paléocène, ont dû attendre l'Oligocène supérieur pour pénétrer en Europe, en passant par l'Asie.

AVEC L'ASIE :

Avant l'Oligocène, c'est indirectement et par l'Amérique du Nord que les formes asiatiques (Trionychoidea) sont venues en Europe.

À l'Oligocène supérieur, on a vu que les relations ont été directes de l'Asie à l'Europe : apparition d'*Ergilemys*, *Chelydropsis* et *Mauremys* au plus tard au Stampien supérieur, puis de *Testudo* à l'Aquitanien au plus tard.

Mais l'origine asiatique des quatre genres n'est pas encore prouvée, elle n'est pratiquement sûre que pour les deux premiers :

— *Ergilemys* est un Testudinidé à écaille Cervicale et bourrelet épiplastral dorsal bas (caractères primitifs). Or les espèces françaises de Testudinidae antérieures à son apparition en France au Stampien inférieur, c'est-à-dire celles du Ludien-Sannoisien (*Cheirogaster*), n'ont déjà plus de Cervicale et ont un bourrelet déjà élevé ; il faudrait remonter au Bartonien supérieur s.s. (*Hadrianus castrensis*) pour trouver en France une possible forme souche d'*Ergilemys* : le hiatus entre le Bartonien et le Stampien supérieur rend plausible le fait que les espèces françaises d'*Hadrianus* n'ont pas eu d'autre descendance que *Cheirogaster* et que c'est d'une espèce asiatique (mais laquelle ?) qu'est issu *Ergilemys*.

— *Chelydropsis* est également apparu soudainement au Stampien supérieur de France ; étant donné la présence du premier Chélydridé au Paléocène d'Amérique du Nord, on est en droit de supposer que la souche du genre se trouvait dans ce continent et qu'une branche de la famille est venue se différencier en Asie, quand les relations étaient encore possibles entre Asie et Amérique du Nord mais ne l'étaient plus entre Amérique du Nord et Europe. Toutefois, une découverte récente au Crétacé inférieur de Mongolie peut remettre en question cette hypothèse (voir Addendum).

— L'origine asiatique de *Testudo* est moins certaine ; ce genre est issu d'*Ergilemys*, d'après sa morphologie. On peut supposer :

1) ou bien que les espèces européennes d'*Ergilemys* du Stampien supérieur n'ont pas engendré *Testudo*, qui dériverait d'une espèce asiatique d'*Ergilemys* ;

2) ou bien que *Testudo* s'est développé parallèlement en Europe et en Asie et, dans ce cas, il est diphylétique !

L'examen comparé des espèces de *Testudo* en Europe occidentale et en Asie montrera peut-être si deux lignées ont existé parallèlement dès l'origine du « genre ».

— Enfin, en ce qui concerne *Mauremys*, le problème vient du fait qu'il semble prolonger le genre *Palaeochelys*, endémique en Europe. J'ignore de quand date l'apparition de *Mauremys* en Asie et si des espèces asiatiques de ce genre ont préexisté aux espèces européennes.

b — **Relations de la France avec les autres régions d'Europe.**

Les Tortues d'Europe n'ont pas encore été suffisamment révisées au niveau de l'espèce pour que toutes les migrations entre les pays au cours du Tertiaire soient montrées. Pour plusieurs genres, on trouve des espèces proches dans les pays avoisinant la France ; complexe *Neochelys eocaenica* en Italie, Espagne et France à l'Eocène inférieur et moyen, notamment.

L'exemple le plus net est celui des relations du Bassin Parisien avec l'Angleterre et la Belgique

Source : MNHN, Paris

à l'Eocène ; cela a été montré dans diverses familles : Trionychidae, Carettochelyidae, Emydidae, Pelomedusidae.

Enfin, la similitude des espèces des Sables de l'Orléanais et des espèces de Wies-Eibiswald (Autriche) mérite particulièrement d'être remarquée ; notons que d'après les Mammifères, ces localités autrichiennes sont contemporaines de Sansan (Helvétien inférieur) ; mais les Tortues de Sansan sont plus proches de celles que l'on trouve plus haut dans le Tertiaire d'Europe et celles de Wies s'accordent mieux avec celles du Burdigalien supérieur ; en outre, *Clemmydopsis* est déjà présent à Sansan et pas encore à Wies ; il semblerait que, pour les Tortues, Wies soit un peu plus ancien que Sansan, ou que les espèces aient vécu plus longtemps en Autriche qu'en France.

c — **Formes endémiques ou originaires d'Europe.**

FORMES ENDÉMIQUES :

— Sont endémiques et bien répartis en Europe, les genres :

*Palaeochelys*, Sparnacien-Aquitanien. Son extension géographique la plus orientale est la Géorgie à l'Oligocène (Čkhikvadze, 1973 b).

*Ptychogaster*, Ludien supérieur-Pliocène, succédant à *Geiselemys*, Lutétien d'Allemagne.

Ces deux genres ont leur parallèle dans *Echmatemys* d'Amérique du Nord.

*Clemmydopsis*, Helvétien-Tortonien, à qui succèdera *Sakya*, « Pontien »-Pliocène de Géorgie et Turquie.

— Certains genres endémiques sont plus localisés :

*Dithyrosternon*, Eocène supérieur de France et de Suisse.

*Cheirogaster*, Ludien-Aquitanien de France, probablement présent aussi en Suisse (« *Testudo* » *vitodurana*).

— Quelques genres ne sont encore connus que tout à fait localement, ce sont des Pelomedusidae :

*Elochelys* et *Polysternon* au Crétacé supérieur de Provence.

*Rosasia* au Crétacé supérieur du Portugal.

*Palaeaspis*, Eocène inférieur d'Angleterre.

d — **Quelques genres se sont particulièrement épanouis en Europe dont ils sont originaires** :

*Trionyx* s. s., qui n'apparaît en Afrique qu'au Miocène.

*Neochelys*, qui est peut-être présent en Afrique à l'Oligocène du Fayum.

*Emys*, connu principalement par l'espèce *orbicularis*, La Cistude d'Europe, Quaternaire-Actuel, qui a étendu sa répartition à l'Afrique du Nord.

Remarque : *Allaeochelys*, s'il s'est peut-être différencié en Amérique du Nord s'est particulièrement épanoui en Europe, tandis qu'*Anosteira* se développait en Amérique du Nord et en Asie.

## 3 — *RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES CROUPES FAMILIAUX OU SUBFAMILIAUX À L'ÉCHELLE MONDIALE*

L'examen du tableau 22 montre que les Tortues continentales étudiées ici constituent des groupes différemment répartis suivant les continents.

Source : MNHN, Paris

a — **Groupes typiquement épanouis dans les pays de l'Ancienne Laurasie : Amérique du Nord, Europe, Asie.**

TRIONYCHOIDEA. Il est généralement admis que leur souche est en Asie. Il a été montré ici que la présence possible de représentants de ce groupe au Crétacé inférieur d'Afrique peut remettre cette hypothèse en question. Quoi qu'il en soit, c'est en Laurasie qu'ils se sont épanouis et les formes du Crétacé inférieur d'Afrique paraissent n'avoir pas eu de descendance.

TESTUOINOIDEA. Si l'origine nord-américaine des Chelydridae est possible quoique discutée, celle des Emydidae et des Testudinidae n'est pas connue ; il faut la chercher dans un Cryptodire du Secondaire de Laurasie.

Remarque : Les Trionychoidea et les Testudinoidea ne se sont pas cantonnés dans la Laurasie, où ils sont nés. On a vu que les Trionychidae ont atteint l'Inde (à une période indéterminée, mais au plus tard au Miocène supérieur) et l'Afrique (Miocène inférieur), que *Carettochelys* est apparu au Miocène (supérieur ?) en Nouvelle-Guinée, et que les Testudinidae se sont étendus presque partout : Afrique dès l'Eocène supérieur, Amérique du Sud à partir du Miocène, Inde à une époque indéterminée (Miocène ou plus tôt ?), de même que Madagascar et les autres îles de l'Océan Indien. L'introduction des Emydidae en Amérique du Sud et en Afrique est beaucoup plus tardive (Plio-Pléistocène ?), de même que celle des Chelydridae et Kinosternidae en Amérique du Sud.

b — **Groupe occidental : Amérique — Europe — Afrique.**

PELOMEDUSIDAE. J'ai montré qu'il fallait distinguer :

— des formes dulçaquicoles, avec notamment les Podocnemidinae d'Amérique du Sud, Afrique et Europe, lesquels n'ont jamais pénétré en Amérique du Nord ;
— des formes marines à plus vaste répartition, dont *Taphrosphys* : les trois régions précédentes plus l'Amérique du Nord.

Parmi les premières, des rameaux parallèles constituent principalement les deux groupes suivants (paragraphes c* et d).

c — **Groupes indo-africains.**

PELOMEOUSIDAE OU CROUPE *Stereogenys-Schwoeboenys* * :

On ne sait si ce groupe s'est différencié très tôt, au Crétacé supérieur ou Paléocène, quand ces deux régions du Gondwana étaient encore associées, ou seulement un peu plus tard dans le Tertiaire, un représentant d'Afrique pénétrant alors en Inde. Seul *Schwoeboemys* paraît commun aux deux blocs continentaux.

LISSEMYDINAE :

Cette sous-famille de Trionychidae a son origine dans une espèce asiatique de Trionychiné qui a pénétré en Inde, s'y est différencié (Oligocène ?) puis est entré en Afrique (Miocène ?) ; les genres sont différents dans les deux blocs continentaux.

d — **Groupe proprement africain.**

PELOMEDUSINAE (*Pelusios*, *Pelomedusa*).

*Pelusios* n'est connu que depuis le Miocène inférieur de Rusinga (Kenya) et *Pelomedusa* n'est pas connu à l'état fossile ; c'est certainement un rameau très ancien, parallèle aux Podocnemidinae,

Source : MNHN, Paris

mais issu de la même souche « gondwanienne » du Crétacé inférieur. Ce groupe s'est installé à Madagascar où il n'est connu qu'actuellement. *Pelusios* existe en outre à l'Île Maurice et aux Seychelles.

e — **Groupe Amérique du Sud — Australie — Nouvelle-Guinée.**

LES CHELIDAE sont issus d'une forme primitive de Pleurodires, proche de *Platychelys*, en Amérique du Sud avant la séparation Afrique-Amérique.

4 — *CONCLUSION SUR LES RÉPARTITIONS.*

Toutes les familles étudiées se sont étendues hors de leur contrée d'origine, avec une forte diversification et le développement d'endémismes à divers degrés.

a — **Remarques sur les répartitions de quatre familles.**

LES CHELYDRIDAE constituent une famille exclusivement répartie en Laurasie à l'état fossile : ce n'est qu'actuellement qu'on la connaît en Amérique du Sud, où *Chelydra* a pénétré à partir de l'Amérique du Nord, comme les Kinosternidae et les Emydidae, et plus antérieurement les Testudinidae.

LES GHELIDAE sont les seules Tortues exclusivement réparties en Amérique du Sud — Australie — Nouvelle-Guinée. Cette famille illustre les relations particulières de ces trois régions, par l'intermédiaire présumé de l'Antarctique pour les deux premières.

LES PELOMEDUSIDAE semblent occuper en Afrique une niche écologique comparable à celle des Emydidae laurasiatiques. En Afrique, où les deux familles existent actuellement, elles ne sont pas associées, les Emydidae se trouvant en Afrique au Nord du Sahara et les Pelomedusidae dans le reste de l'Afrique et Madagascar. Or, ces deux familles sont associées en Amérique du Sud (où les Emydidae se sont introduites tardivement), de même qu'elles l'étaient en Europe à l'Eocène. On peut se demander si les Emydidae n'ont pas supplanté les Pelomedusidae en Europe. De même, en Inde, les Emydidae se sont largement répandus aux dépens des Pelomedusidae, tandis que ces derniers ont toujours été exclus d'Asie proprement dite.

LES TESTUDINIDAE ont eu la plus grande capacité d'extension géographique : seules l'Australie et la Nouvelle-Guinée ont échappé à leur pénétration. Pourtant cette famille est représentée actuellement en Indonésie par deux espèces dont l'une, *Geochelone (Manouria) emys*, est considérée comme primitive (ce qui, toutefois, demande à être vérifié) ; or c'est l'Insulinde qui a probablement servi de passage à la pénétration d'un Carettochelyidé en Nouvelle-Guinée ; je remarque que les Testudinidae terrestres ont eu de grandes possibilités de passage d'un pays à l'autre, possibilités qui n'ont été surpassées que par les Tortues marines ou côtières ; *Carettochelys*, genre adapté à la nage par ses palettes natatoires, ou du moins son ancêtre, a pu réussir là où les Testudinidae ont échoué ; toutefois, il est possible que le Garettochelyidé ait pénétré en Nouvelle-Guinée à une époque où le passage était praticable pour des Tortues terrestres, ce qui pourrait signifier que les Testudinidae n'étaient pas encore représentés en Insulinde à cette époque.

b — **Remarques sur les relations entre blocs continentaux, hors d'Europe.**

RELATIONS DE L'AMÉRIQUE DU NORD ET DE L'ASIE :

Les relations entre ces deux continents remontent à une date indéterminée en ce qui concerne les Tortues. Si au Crétacé des relations se sont faites dans le sens Asie-Amérique (introduction en

Source : MNHN, Paris

Amérique des Trionychidae), elles ont pu se faire ensuite aussi dans l'autre sens ; les découvertes en Asie ne sont pas encore suffisamment importantes pour préciser ces relations. Dans ce mémoire, les échanges entre ces deux continents ont donc d'abord été attestés par les Trionychidae, à propos desquels la similitude entre les représentants les plus anciens d'*Amyda* (*Rafetus*) d'Asie et ceux de *Platypeltis* (Amérique) a été remarquée.

Pendant le Paléogène, quand l'Europe était séparée de l'Asie par la Mer Ouralienne, l'Amérique du Nord et l'Asie sont restées en relations, comme le mettent en évidence :

- la présence possible de *Plastomenus* (voir Čkhikvadze, 1970 d) à l'Eocène moyen et de *Echmatemys* (voir Čkhikvadze, 1970 a) à l'Eocène supérieur, en Asie comme dans leur berceau nord-américain (voir tableau 21) ;
- la ressemblance des espèces de Carettochelyidae dans ces deux régions (*Anosteira*) ;
- la présence d'*Hadrianus* à l'Eocène moyen d'Asie, comme en Amérique du Nord (et d'ailleurs aussi en Europe) ;
- l'origine nord-américaine possible, mais discutée, de *Chelydropsis*.

En outre, c'est probablement l'Amérique du Nord qui a permis l'introduction des Trionychidae asiatiques en Europe au Paléocène.

RELATIONS DE L'AMÉRIQUE DU NORD ET DU SUD :

Elles n'ont pas été nombreuses en ce qui concerne les Tortues et se sont faites dans le sens Nord-Sud ; Testudinidae d'abord (Miocène), Emydidae et Chelydridae ensuite (Pleistocène ?) enfin Kinosternidae, parmi les familles non représentées en Europe et particulières à l'Amérique. Deux familles présentes en Amérique du Nord et plus précisément en Amérique Centrale, n'ont jamais pénétré au Sud, dans l'état actuel de nos connaissances : Trionychidae et Dermatemydidae.

Inversement, les Podocnemidinae et Chelidae d'Amérique du Sud ne sont jamais passés au Nord.

## III — REMARQUES FINALES

### 1 — *POINT DE VUE ÉVOLUTIF.*

L'intérêt principal de cette étude a été de contribuer à montrer que, contrairement à une idée trop répandue, les Tortues ont évolué et continuent d'évoluer. Des espèces se différencient de nos jours, comme par exemple chez les *Pelusios* d'Afrique et les Trionychinae d'Asie et d'Amérique. De même, des genres se sont différenciés récemment, comme par exemple *Emys* en Europe au Quaternaire.

Étant donné que le squelette des Tortues montre une évolution de nombreux caractères, les relations phylogénétiques des groupes, au cours des temps géologiques, peuvent être mises en évidence.

En tenant compte des études d'autres auteurs modernes, l'état de nos connaissances sur la phylogénie des Tortues a été présenté, dans ce mémoire, de façon détaillée en ce qui concerne les genres de plusieurs familles représentées au Tertiaire de France : Trionychidae, Carettochelyidae, Chelydridae, Pelomedusidae, de façon sommaire à propos des Testudinidae et Emydidae ; pour ces deux dernières familles, ce qui a été dit ici montre que les relations phylogénétiques pourront également être développées.

Du fait que les espèces ne sont pas encore nettement distinguées dans toutes les lignées, c'est principalement au niveau du genre que les relations peuvent être suivies. Il est ensuite possible de passer aux relations des taxons de rangs supérieurs. Dans l'avenir, des études complémentaires permettront certainement de préciser la phylogénie au niveau des espèces d'une part, au niveau des Superfamilles d'autre part.

Source : MNHN, Paris

## 2 — *POINT DE VUE ÉCOLOGIQUE*

Si de nombreuses espèces sont menacées de disparition, ce n'est pas par « vieillissement » de l'Ordre des Chéloniens, lequel, malgré l'ancienneté et l'étrangeté de sa carapace, s'est remarquablement adapté à divers milieux. La disparition des Tortues peut être provoquée par des changements climatiques importants (refroidissement, assèchement), mais elle l'est actuellement surtout par l'influence des activités humaines ; l'extinction des Tortues européennes, à la fin du Pliocène, est la conséquence d'un changement climatique ; l'extinction des grandes Tortues terrestres des îles de l'Océan Indien, un exemple de massacre par l'homme.

Pour en revenir à l'Europe, si les Tortues ont presque totalement disparu à la fin du Pliocène, *Testudo* s'est tout de même adapté et maintenu, et *Emys* est apparu. Mais actuellement les deux genres sont menacés : le premier, surtout à cause de la capture intensive qui en est faite et par suite de sa destruction au cours des incendies de forêts en Provence, le second par suite de la pollution et de l'assèchement des marais.

## 3 — *POINT DE VUE STRATIGRAPHIQUE*

Il est certain que les Tortues ne sont pas de bons indicateurs de niveaux. D'abord, elles n'évoluent pas aussi rapidement que d'autres animaux ; ensuite, l'évolution n'est pas aussi clairement visible sur le squelette ; enfin, les évolutions parallèles sont difficiles à distinguer. Mais surtout, il faut une grande qualité de matériel pour déterminer correctement les espèces. Toutefois, il est important de noter que l'on peut fréquemment reconnaître, grâce aux Tortues, des périodes relativement courtes :

— parfois inférieures à l'étage et c'est le cas des espèces du Burdigalien inférieur, moyen, supérieur et de l'Helvétien inférieur en France avec *Testudo*, par exemple ;

— de l'ordre de l'étage, et c'est le cas de *Trionyx sylvestris* (Sparnacien d'Angleterre) et de *Trionyx michauxi* (Cuisien de France).

## 4 — *POINT DE VUE PALÉOGÉOGRAPHIQUE*

Les études de Chéloniens effectuées actuellement dans le Monde, telles celles de Caffney ou de Čkhikvadze et de même que la présente, apportent leur contribution à celles qui ont été faites dans d'autres domaines de la paléontologie et ne sont pas en contradiction avec les hypothèses actuelles des relations entre les Continents.

Grâce à l'établissement des relations phylogénétiques entre les taxons, il est dès à présent possible de comparer les répartitions des Tortues dans le Monde et de suivre les voies de passage d'une contrée à l'autre au cours des temps.

Si la période de différenciation et la date d'introduction d'un taxon dans une région donnée ne sont pas encore bien définies, faute de précision sur les relations phylogénétiques, il y a tout espoir d'aboutir à la solution des problèmes non résolus. J'ai même la certitude qu'une révision des Tortues, étudiées ici, à l'échelle mondiale, permettra déjà de résoudre une partie des questions posées ; elle devrait, dans l'immédiat, aboutir à une meilleure définition des genres (tels *Plastomenus* chez les Trionychidae, *Allaeochelys* et *Anosteira* chez les Carettochelyidae) et des espèces, et à la précision de leurs périodes de différenciation, donc permettre de mieux se rendre compte des échanges entre les régions.

Dans tous les domaines abordés, anatomique, phylogénétique, stratigraphique et paléogéographique, des résultats sont d'ores et déjà acquis et prometteurs. Ils démontrent l'utilité de la poursuite des recherches dans le groupe des Tortues.

Source : MNHN, Paris

## BIBLIOGRAPHIE


ALBRECHT, P. W. (1967). — The cranial arteries and cranial arterial foramina of the turtle genera *Chrysemys*, *Sternotherus* and *Trionyx* : a comparative study with analysis of possible evolutionary implications. Tulane Studies Zool., **14**, 3, p. 81-99, 3 fig., New-Orleans.

AMMON, L. von (1911). — Schildkröten aus dem Regensburger Braunkohlenton. *Jsch. Naturwiss. Ver. Regensburg*, **12**, Beil., 35 p., 8 fig., 5 pl.

ANNANDALE, N. (1912). — The Indian Mud-Turtles (Trionychidae). *Rec. Ind. Mus.*, **7**, p. 152-167, 5 fig., 6 pl., Calcutta.

ANDREWS, C. W. (1930 a). — On some pleurodiran chelonians from the Eocene of the Fayûm Egypt. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (sér. 7), **11**, p. 115-122, pl. 7-8.

— (1903 b). — A preliminary Notice of a Land-Tortoise from the Upper Eocene of the Fayûm, Egypt. Survey Dept. Cairo (non consulté).

— (1906) — A descriptive Catalog of the Tertiary Vertebrata of the Fayûm, Egypt. Order Chelonia, p. 275-306, fig. 87-97, pl. 24-25. Trust. Brit. Mus. (Nat. Hist.).

ARTHABER, G. von (1898). — Über *Trionyx rostratus* nov. spec. von Au am Leithagebirge. *Beitr. Geol. Pal. Österr.-Ung.*, **11**, p. 179-198, 4 pl.

AUFFENBERG, W. (1974). — Checklist of Fossil Land Tortoises (Testudinidae). *Bull. Florida State Mus.*, Biol. Sci., **18**, 3, p. 121-251, 10 fig.

BAUR, G. (1888). — Osteologische Notizen über Reptilien. *Zool. Anz.*, **11**, p. 269-296 ; Forts. III, juin 1888, p. 417-424 ; Forts. V, oct. 188B, p. 736-740.

— (1891). — Notes on some little known American fossil Tortoises. *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, p. 411-430, 1 fig.

— (1893). — Notes on the Classification and taxonomy of Testudinata. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, **31**, p. 210-225.

BARBIER, C. & MEDIZZA, F. (1969). — Contributo alla conossenza geologica della Regione di Bolca (Monti Lessini). Consiglo Nazionale delle Ricerche. Centro di Studio per la geologia e la petrographia. la Sez. Ceol., 36 p., 7 fig., 1 cart.

BELL, T. (1828). — Characters of the order, families and genera of the Testudinata. *Zool. Journ.*, **3**, p. 513-516, London.

— (1B32). — Zoological Observations on a New Fossil Species of Chelydra from Oeningen. *Trans. Geol. Soc.*, London; (Sér. 2), **4**, 5, 1835, p. 379-381, pl. 24.

BERGOUNIOUX, F. M. (1931 a). — Le genre *Allaeochelys* et ses caractères adaptatifs. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **61**, p. 161-181, 7 fig., 3 pl.

— (1931 b). — Sur une *Clemmys* du Pontien Catalan. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **61**, p. 72-7B, 5 fig.

— (1932 a). — Chéloniens fossiles conservés au Muséum d'Histoire Naturelle de Munich. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **64**, 3, p. 523-544, 5 fig., pl. 65-66.

— (1932 b). — Sur une *Clemmys* de la Débruge. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **64**, 2, p. 403-409, 2 fig., 1 pl.

— (1933 a). — Monographie paléontologique de la faune de Vertébrés des Sables de Montpellier. II : Chéloniens. *Trav. Lab. Géol. Fac. Sc. Lyon*, **23**, 2, p. 1-32, 5 fig., 2 pl.

— (1933 b). — Sur une nouvelle espèce de *Testudo* du Bassin lutétien de Palette. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **65**, 3, p. 508-520, pl. 6-7.


Source : MNHN, Paris

— (1934 a). — Sur quelques Chéloniens fossiles du Nord de l'Italie. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **66**, 2, p. 271-280, 2 fig.
— (1934 b). — Monographie de quelques Chéloniens fossiles conservés au Muséum de la ville de Marseille. *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille*, **26**, 3, p. 1-19, 4 fig., 3 pl.
— (1935). — Contribution à l'étude paléontologique des Chéloniens. Chéloniens fossiles du Bassin d'Aquitaine. *Mém. Soc. Géol. France* (n. sér.), **25**, p. 1-216, 44 fig., 16 pl.
— (1936 a). — Monographie des Chéloniens fossiles conservés au laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon. *Trav. Lab. Géol. Fac. Sc. Lyon*, **31**, 26, p. 1-40, 3 fig., 2 pl.
— (1936 b). — Chéloniens fossiles conservés au laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Clermont-Ferrand. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **69**, p. 50-68, 4 fig., 3 pl.
— (1936 c). — *Broilia manuascensis* nov. sp., Tortue paludine de l'Oligocène de Manosque. *Bull. Soc. Géol. Fr.* (5e sér.), 6, p. 59-62, 1 pl.
— (1937). — Chéloniens fossiles du Kimméridgien du Cap de la Hève. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **71**, p. 180-191, 2 fig., 2 pl.
— (1938). — Chéloniens fossiles d'Espagne. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **72**, 3, p. 257-288, 7 fig.
— (1951). — *Paralichelys catalaunicus*, nov. sp., de l'Oligocène de Catalogne. *Anales Esc. Per. Agr.*, **10**, p. 51-60, 2 fig., 2 pl., Barcelona.
— (1952 a). — Les Chéloniens fossiles de Gafsa. *In* ARAMBOURG, C. et SIGNEUX, J. : Les Vertébrés fossiles des gisements de Phosphates (Maroc — Algérie — Tunisie). *Serv. Géol. Maroc*, notes, Mém., **92**, Appendice, p. 377-396, pl. 45-46. Paris.
— (1952 b). — Remarques sur les Chéloniens fossiles de la famille des Carettochelydae. *C. R. Ac. Sc.* Paris, **234**, p. 2302-2304.
— (1953). — Chéloniens fossiles des terrains tertiaires de la Vénétie. *C. R. Ac. Sc.* Paris, **236**, p. 222-224.
— (1954). — Les Chéloniens fossiles des terrains tertiaires de la Vénétie. *Mem. Ist. Geol. Miner. Univ. Padova*, **18**, p. 1-115, 43 fig., 20 pl.
— (1955 a). — Testudinata. *In* PIVETEAU, J., Traité de Paléontologie, V, p. 486-544, 37 fig., Masson et Cie, Paris.
— (1955 b). — La Famille des Eusarkiidés. *C. R. Ac. Sc.* Paris, **240**, p. 1455-1457.
— (1956). — Les Reptiles fossiles des dépôts phosphatés Sud-tunisiens. *Ann. Mines Géol.*, **15**, p. 1-105, 32 fig., 17 pl., Tunis.
— (1957 a). — *Trachyaspis turbulensis* nov. sp., *Estud. Geol.* 13, *14*, 35-36, p. 279-286, 1 fig., 2 pl., Madrid.
— (1957 b). — *Temnoclemmys*, nouveau genre de Chéloniens lacustres du Néogène de Catalogne. *C. R. Ac. Sc.* Paris, **244**, p. 1236-1238.
— (1958). — Les Reptiles fossiles du Tertiaire de la Catalogne. *Estud. Geol.*, **14**, 39, p. 129-219, 30 fig., Madrid.
BERGOUNIOUX, F. M. & CROUZEL, F. (1965). — Chéloniens de Sansan. *Ann. Paléont.* (Vert.), **51**, 2, p. 151-187, 18 fig., 1 tabl., Paris.
— (1968). — Deux Tortues fossiles d'Afrique. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **104**, 1-2, p. 179-186, 3 fig.
BLOT, J. (1969). — Les Poissons fossiles du Monte-Bolca. *Mem. Mus. Civ. Stor. Nat. Verona*, hors série, **2**, p. 1-525, 160 fig., 100 pl., 58 tabl.
BODA, A. (1927). — *Glemmydopsis sopronensis*, n. g. n. sp. aus der unteren pannonischen Stufe von Sopron in Ungarn. *Zentralbl. Min. Geol. Pal.*, B, p. 375-383, 5 fig.
BOJANUS, L. H. (1819-1821). — Anatome Testudinis Europaeae, 1-2, 30 pl., Vilnae. N. Ed. (1970) : Facsimile Reprints in Herpetology, **26**, Soc. Study Amphibians, Reptiles. K. Adler, Notre Dame (Indiana).
DE BONIS, L., CROCHET, J. Y., RAGE, J. C., SIGÉ, B., SUDRE, J. & VIANEY-LIAUD, M. (1973). — Nouvelles faunes de Vertébrés Oligocènes des phosphorites du Quercy. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (3e sér.), **174**, Sc. Terre, 28, p. 105-113, 1 fig., tabl., Paris.
BOTEZ, J. (1921). — Sur quelques tortues éocènes du genre *Ocadia*. *Bull. Soc. Géol. Fr.* (4e sér.), **21**, p. 80-86, 2 pl.
BOULENGER, C. A. (1887). — On a new family of pleurodiran turtles. *Ann. Mag. nat. Hist.* (sér. 5), **19**, p. 170-172.
— (1888). — Remarks on a note by C. Baur on the Pleurodiran Chelonians. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (sér. 6), **2**, p. 352-354.

Source : MNHN, Paris

— (1889). — Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodiles in the British Museum (Natural History), p. 1-309, 72 fig., 6 pl. Trust. Brit. Mus. (Nat. Hist.).

— (1891). — On some Chelonian remains preserved in the Museum of the Royal College of Surgeons. *Proc. Zool. Soc. London*, p. 4-7, 5 fig.

BOURDET (de la Nièvre) (1822). — Mémoire sur deux Tortues fossiles du genre Chelonée et du genre Emyde. *Bull. Sc. Soc. Philomat.* Paris, p. 99-101.

BOURRET, R. (1941). — Les Tortues de l'Indochine. *Notes Inst. Océanogr. Indochine*, **38**, p. 1-235, 43 pl., Hanoi.

BRÄM, H. (1965). — Die Schildkrötenresten aus dem oberen Jura (Malm) der Cegend von Solothurn. *Mém. suisses Paléontol.*, **83**, p. 1-190, 37 fig., 8 pl.

BRAVARD, A. (1843). — Considérations sur la distribution des Mammifères terrestres fossiles dans le département du Puy-de-Dôme. *Ann. Sc. litt. industr. Auvergne*, **16**, p. 403-439, Clermont-Ferrand.

BROIN, F. de (1969). — Sur la présence d'une Tortue, *Pelusios sinuatus* (A. Smith) au Villafranchien inférieur du Tchad. *Bull. Soc. Géol. Fr.* (sér. 7), **11**, p. 909-916, 1 fig., 1 tabl., 1 pl.

— (1970). — Découverte d'une Tortue (*Ptychogaster* sp.) dans le Sannoisien (Lattorfien) des Mines de Potasse d'Alsace. *Bull. Serv. Carte Géol. Als. Lorr.*, **23**, 2, p. 85-91, 1 fig., 1 pl.

— (1971). — Une espèce nouvelle de Tortue pleurodire (? *Roxochelys vilavilensis* n. sp.) dans le Crétacé supérieur de Bolivie. *Bull. Soc. Géol. Fr.* (sér. 7), **13**, 3-4, p. 445-452, 2 pl.

BROIN, F. de, BUFFETAUT, E., KOENIGUER, J. C., RAGE, J. C., RUSSELL, D., TAQUET, Ph., VERCNAUD-CRAZZINI, C. & WENZ, S. (1974). — La faune de Vertébrés continentaux du gisement d'In Beceten (Sénonien du Niger). *C. R. Ac. Sc.* Paris (sér. D), **279**, p. 469-472.

BRONN, H. G. (1831). — *Testudo antiqua* eine Süsswasser-gypse von Hohenhöwen untergegangene art. *Nova Acta Acad. Leop.*, **15**, 2, p. 201-216, pl. 63-64.

BRUNET, M. (1970 a). — Nouvelles découvertes concernant la faune et la position stratigraphique du gisement de Vertébrés de Comberatière (Lot-et-Caronne). *C. R. Ac. Sc.* Paris (sér. D), **270**, p. 2776-2779.

— (1970 b). — Villebramar (Lot-et-Caronne) : très important gisement de Vertébrés Stampien inférieur du Bassin d'Aquitaine. *C. R. Ac. Sc.* Paris (sér. D), **270**, p. 2535-2538.

CARAVEN-CACHIN, A. (1898). — Description géologique, géographique, minéralogique, paléontologique, palethnologique et agronomique des départements du Tarn et du Tarn-et-Caronne. E. Privat, Toulouse, Masson et Cie, Paris.

CHENG, Z. W. (1961). — A new anosteirine turtle from Linchu, Shantung. *Vert. Palasiat.*, **5**, 3, p. 273-277, 1 fig., 1 pl.

CHOW, M. M. et LIU, C. L. (1955). — Nouvelle Tortue anostérine de Mao-Ming, Kouang-Toung. *Acta Palaeont. Sin.*, **3**, p. 275-282, 1 pl.

CICHA, I. (1970). — Bemerkungen zur Problematik; der Stratigraphischen Cliederung des Jungtertiärs. *Mitt. Bayer. StaatssammL. Paläont. hist. Geol.*, **10**, p. 397-406.

ČKHIKVADZE[1], V. M. (1968). — [Sakyidae, une nouvelle famille de Tortues fossiles.] *Paleontol. Zhurn.*, **2**, p. 88-94, 2 fig., Moscou.

— (1970 a). — [Nouvelles Tortues de l'Eocène supérieur de Zajsan et oligomérisation des écussons cornés du plastron de quelques Testudinata.] Articles sur l'Évolution des Vertébrés terrestres. *Izdat. Nauka*, p. 58-62, 4 fig., Moscou.

— (1970 b). — [Classification de la sous-classe des Testudinata.] 16e Session Scient. Inst. Paléobiol., 10-11 déc. 1970, p. 7-8, Tbilissi.

— (1970 c). — [Sur l'origine des Tortues terrestres paléarctiques actuelles.] *Soovshch. Akad. Nauk. Gruzinskoj*, **57**, 1, p. 245-247.

— (1970 d). — [Les plus anciennes Tortues Cénozoïques d'URSS.] *Soovshch. Akad. Nauk. Gruznuskoj.*, **60**, 3, p. 749-752, 3 fig.

— (1971 a). — [Contribution à l'histoire des Tortues de la famille des Chelydridae.] *Soovshch. Akad. Nauk. Gruznuskoj*, **61**, 1, p. 237-240, 2 fig.

— (1971 b). — [Première découverte d'une Tortue tertiaire de la famille des Platysternidae.] *Paleontol. Zhurn.*, **4**, p. 137-139, 1 fig., Moscou.

1. En russe.

Source : MNHN, Paris

— (1971 c). — [Nouvelles espèces de Tortues de l'Oligocène du Kazakhstan et position systématique de quelques espèces fossiles de Mongolie.] *Soovshch. Akad. Nauk. Gruznuskoj*, **62**, 2, p. 489-492, 3 fig.

— (1971 d). — [Trois nouvelles espèces fossiles de Tortues terrestres du Bassin de Zajsan (Kazakhstan Oriental)]. *Soovshch. Akad. Nauk. Gruznuskoj*, **64**, 1, p. 245-248.

— (1972). — [Sur la position systématique des Tortues terrestres géantes du Tertiaire du Paléarctique.] *Soovshch. Akad. Nauk. Gruznuskoj.*, **65**, 3, p. 745-748, 2 fig.

— (1973 a). — [Tortues tertiaires du Bassin de Zajsan.] 100 p., 16 pl. Akad. Nauk. Cruznuskoj, Mecniereba, Tbilissi.

— (1973 b). — [Nouvelles données sur les Tortues tertiaires de Géorgie.] *Soovshch. Akad. Nauk. Gruznuskoj*, **69**, 3, p. 745-748, 3 fig.

CLARK, J. (1932). — A new Anosteirid from the Uinta Eocene. *Ann. Carnegie Mus.*, **21**, p. 161-170, 2 fig.

COLLINS, R. L. & LYNN, W. C. (1936). — Fossil Turtles from Maryland. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, **76**, 2, p. 151-174, 4 pl.

COLLOQUE sur l'EOCENE (voir RUSSELL, D. E., 1968 et SITTLER, Cl., 1969).

CONANT, R. & COIN, Coleman J. (1948). — A new subspecies of soft-shelled turtle from the central United States, with comments on the application of the name Amyda. *Mus. Zool. Univ. Michigan*, Occ. Pap., **510**, p. 1-19, 1 carte.

COPE, E. D. (1868). — An examination of the Reptilia and Batrachia obtained by the Orton Expedition to Equator and the Upper Amazon, with notes on other species. *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, p. 96-140.

— *Id.* — On the Origin of Genera, p. 242-300.

— (1872). — Descriptions of new extinct reptiles from the Upper Green River Eocene Basin, Wyoming. *Proc. Amer. Philos. Soc.*, **12**, p. 462 et p. 554-555 (Palaeont. Bull. 9).

— (1873 a). — Some extinct turtles from the Eocene Strata of Wyoming. *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, p. 277 279.

— (1873 b). — On the extinct Vertebrata of the Eocene of Wyoming. *U. S. Geol. Surv.*, 6th Ann. Report, p. 545-649, pl. 1-6.

CROCHET, J. Y. (1971). — Les Vertébrés de l'Oligocène supérieur du Pech du Fraysse, poche à phosphate du Quercy (commune de Saint-Projet, Tarn-et-Garonne). *C. R. Soc. Géol. Fr.*, 1972, 9, p. 316-317.

CROUZEL, F. (1957). — Le Miocène continental du Bassin d'Aquitaine. *Bull. Serv. Carte Géol. Fr.*, **54**, 248 (1956), p. 1-264, 1 pl. Paris-Liège.

CUVIER, G. de (1824-1836). — Recherches sur les Ossemens fossiles. Nouv. éd., 1824, V, 2e partie, p. 1-547, 33 pl. ; 4e éd. 1836, IX, 8e partie, p. 1-501, Atlas II, pl. 162-260, A-S. E. d'Ocagne, Paris.

DACQUÉ, E. (1912). — Die fossilen Schildkröten Aegyptens. *Geol. Paläont. Abh.*, **14** (n. s. **10**), **14**, p. 275-337, 19 fig., 2 pl., 4 cartes.

DELFORTRIE, M. E. (1870). — Les Chéloniens du Miocène supérieur de la Gironde. *Act. Soc. Linn. Bordeaux*, **27** (3e sér. **7**), 1869-1872, p. 399-424, 8 pl.

DEPÉRET, Ch. (1885). — Description géologique du Bassin tertiaire du Roussillon et description des Vertébrés fossiles du terrain pliocène du Roussillon, p. 1-274, 5 pl., 1 carte. C. Masson, Paris.

— (1894). — Note paléontologique complémentaire sur les terrains tertiaires de la Bresse. *Bull. Soc. Géol. Fr.* (sér. 3), **22**, p. 712-724.

— (1895). — Über die Fauna von miocaenen Wirbelthieren aus der ersten Mediterranstufe von Eggenburg. *Sitz. Ber. Akad. Wiss.*, Wien, Math.-nat. Kl., **104**, 1, p. 414-434, 2 pl.

DEPÉRET, Ch. & DONNEZAN, A. (1890). — Les Animaux Pliocènes du Roussillon. Classe des Reptiles, O. des Chéloniens. *Mém. Soc. Géol. Fr.*, Paléont., **3**, p. 140-168, pl. 14-18.

DE STEFANO, G. (1902 a). — Un nuovo tipo di Chelonide dell'eocene inferiore francese. *Riv. Ital. Paleont.*, Ann. 8, 2-3, p. 50-52, 1 fig.

— (1902 b). — Un nuovo Chelonide della Famiglia Trionychidae appartenente all'Eocene francese. *Boll. Soc. Geol. Ital.*, **21**, p. 389-397, 1 pl.

— (1902 c). — Cheloniani fossili cenozoici. *Boll. Soc. Geol. Ital.*, **21**, 2, p. 263-304, pl. 9-11.

— (1903 a). — Nuovi Rettili degli Strati a fosfato della Tunisia. *Boll. Soc. Geol. Ital.*, **22**, p. 51-80, 1 pl.

— (1903 b). — Chelonii anodonti e dentati. *Boll. Soc. Geol. Ital.*, **22**, p. 363-371.

— (1906). — Sopre una tartarugha fossile della Francia meridionale. *Boll. Soc. Geol. Ital.*, **25**, p. 535-542, 2 fig.

Source : MNHN, Paris

DE ZIGNO, A. (1889). — Chelonii scoperti nei terreni Cenozoici delle prealpi Venete. *Mem. R. Ist. Veneto, Sc. Lett. Art.*, **23**, p. 119-129, 2 pl.

— (1890). — Chelonii terziari del Veneto : Memoria 2a : Chelonio scoperto nel calcare nummulitico di Avesa presso Verona. *Atti R. Ist. Veneto, Sc. Lett. Art.* (sér. 7), **1**, p. 711-713, 2 pl.

DOLLO, L. (1886). — Première note sur les Chéloniens du Bruxellien (Eocène moyen) de la Belgique. *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique*, **4**, p. 75-96, 2 pl.

— (1907). — Nouvelle note sur les restes de l'éocène inférieur de la Belgique et des régions voisines. *Bull. Soc. belge Geol. Hydrol. Paléont.*, **21**, p. 81-85.

— (1909). — The fossil Vertebrates of Belgium. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **19**, 4, part 1, p. 99-119.

ERICKSON, B. R. (1973). — A New Chelydrid Turtle, *Protochelydra zangerli*, from the late Paleocene of North Dakota. *Scient. pub. Sc. Mus. Minnesota* (n. sér.), **2**, 2, p. 1-16, 11 fig.

FABIANI, R. (1915). — Il Paleogene Veneto. *Mem. Ist. Geol. R. Univ. Padova*, **3**, 1.

FITZINGER, L. (1835-1836). — Entwurf einer Systematischen Anordnung der Schildkröten nach den Grundsätzen der natürlichen Methode. *Ann. Wien. Mus. Naturgesch.*, **1**, p. 105-128.

— (1843). — Systema Reptilium. Fasciculus primus : Amblyglossae (conspectus geographicus), p. 1-106. Vindobonae.

FORSTER, B. & BECKER, H. (1888). — Ueber Schildkrötenreste aus dem Oligocän des Sundgaus. *Mitt. Comm. Geol. Landes-Untersuch. Elss-Lothr.*, **1**, 4, p. 215-228, pl. 3-5, Strasbourg.

FRAAS, E. (1899). — *Proganochelys quenstedtii* Baur (*Psammochelys keuperina* Qu.). *Jh. Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg*, p. 401-424, pl. 5-8.

— (1913). — *Proterochersis*, eine pleurodire Schildkröte aus dem Keuper. *Jh. Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg*, p. 13-30, 9 fig., 2 pl. (non consulté).

FUCHS, E. (1939). — Die Schildkrötenreste aus dem Oberpfälzer Braunkohlentertiär. *Palaeontographica*, **89**, p. 57-104, 27 fig., 2 pl.

FUCINI, A. (1912). — *Trionyx pliocenicus* Lawley. *Palaeontogr. Ital.*, **18**, p. 1-28, 5 pl.

CAFFNEY, E. S. (1972a). — The Systematics of the North American Family Baenidae (Reptilia, Cryptodira). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **147**, p. 1-319, 58 fig.

— (1972b). — An Illustrated Clossary of Turtle Skull Nomenclature. *Amer. Mus. Nov.*, **2486**, p. 1-33, 21 fig.

— (1975a). — A Phylogeny and classification of the higher Categories of Turtles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **155**, 5, p. 389-436, 27 fig.

— (1975b). — A Revision of the Side-Necked Turtle *Taphrosphys sulcatus* (Leidy) from the Cretaceous of New Jersey. *Amer. Mus. Nov.*, **2571**, p. 1-24, 19 fig.

— (1975c). — Phylogeny of the Chelydrid Turtles : A Study of Shared Characters in the skull. *Fieldiana Geol.*, **33**, 9, p. 157-178, 6 fig.

CAFFNEY, E. S. & ZANGERL, R. (1968). — A revision of the Chelonian Genus *Bothremys* (Pleurodira : Pelomedusidae). *Fieldiana Geol.*, **16**, 7, p. 193-239, 22 fig.

CANS, C. (1969). — Biology of the Reptilia. Vol. 1 : Morphology. A. p. I-XVI, 1-373, Fig. Tab., Academic Press, London et New York.

CAUDRY, A. (1890). — Les enchaînements du monde animal dans les temps géologiques. Fossiles secondaires, p. 1-323, 403 fig., Lie F. Savy, Paris.

— (1903). — Note sur une mâchoire de Tortue des Sables de Reims. *Bull. Soc. Géol. Fr.* (4e sér.), **3**, p. 190-191.

GEOFFROY-SAINT-HILAIRE, E. F. (1809). — Mémoire sur les Tortues molles, nouveau genre sous le nom de Trionyx, et sur la formation des carapaces. *Ann. Mus. Hist. Nat.*, **14**, p. 1-20, 5 pl., Paris.

CERVAIS, P. (1859). — Zoologie et paléontologie française, 2e éd., p. 1-544, Atlas 84 pl., Arthus Bertrand, Paris.

— (1867-1869). — Zoologie et Paléontologie générales (1re sér.), p. 1-263, 41 fig., Atlas 50 pl., Arthus Bertrand, Paris.

GILMORE, Ch. W. (1919). — Reptilian faunas of the Torrejon, Puerco, and underlying Upper Cretaceous formations of San Juan County, New Mexico. *US. Geol. Survey*, Profess. pap., **119**, p. 1-68, 26 pl., Washington.

— (1923). — A new species of Aspideretes from the Belly River Cretaceous of Alberta, Canada. *Trans. Roy. Soc. Canada* (3e sér.), **17**, 4, p. 1-10, 5 pl.

— (1931). — Fossil Turtles of Mongolia. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **59**, p. 213-237, 29 fig., 11 pl.

Source : MNHN, Paris

—— (1934). — Fossil Turtles of Mongolia : Second Contribution. *Amer. Mus. Nov.*, **689**, p. 1-14, 11 fig.

GINSBURG, L. (1963 a). — Sur l'âge des faunules de Vertébrés découvertes dans le Miocène d'Aups (Var) (feuille de Salernes au 50.000e). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (2e sér.), **35**, 6, p. 644-647, Paris.

—— (1963 b). — Histoire paléontologique du Bassin de la Loire au Miocène. *Bull. Assoc. Natural. Orléanais* (n. sér.), **21**, p. 3-14.

—— (1968). — L'évolution du climat au cours du Miocène en France. *Bull. Assoc. Natural. Orléanais* (n. sér.), **41**, p. 1-11.

—— (1970). — Les Reptiles Fossiles. O. des Chelonia. *In* Crassé, P. P., Traité de Zoologie, **14**, 3, p. 1195-1201, fig. 826-828. Masson et Cie, Paris.

—— (1972 a). — Rapport sur les Vertébrés. L'apport de la paléontologie des Vertébrés à la Stratigraphie. *Mém. B.R.G.M.*, **77**, p. 339-344.

—— (1972 b). — Valeur stratigraphique des Mammifères au Tertiaire. *Mém. B.R.G.M.*, **77**, p. 381-387.

—— (1972 c). — Les Mammifères et le problème des corrélations à distance. *Mém. B.R.G.M.*, **77**, p. 389-393.

—— (1972 d). — Sur l'âge des Mammifères des faluns miocènes du Nord de la Loire. *C. R. Ac. Sc.* Paris (sér. D), **274**, p. 3345-3347.

GINSBURG, L. & JANVIER, Ph. (1970). — Présence de Sables helvétiens d'origine fluviatile sous les faluns du bassin de Noyant-sous-le-Lude (Maine-et-Loire). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (2e sér.), **42**, 2, p. 435-439, Paris.

GINSBURG, L., MENNESSIER, C. & RUSSELL, D. (1967). — Sur l'âge éocène inférieur des sables bleutés du Haut-Var et sur ses conséquences. *C. R. Soc. Géol. Fr.*, 7, p. 272-274.

CLAESSNER, M. F. (1933). — Die Tertiärschildkröten Niederosterreichs. *N. Jb. Min.*, **69**, B, p. 353-387, 2 fig., 4 pl.

GRASSÉ, P. P. & DEVILLERS, Ch. (1965). — Précis de Sciences Biologiques. Zoologie. II : Vertébrés. 1129 p., 995 fig. Masson et Cie Éd., Paris.

GRAY, J. E. (1825). — A synopsis of the Cenera of Reptiles and Amphibia, with a Description of some New Species. *Ann. Philos.* (2), **10**, p. 193-217, London.

—— (1831). — Synopsis Reptilium ; on short descriptions of the Species of Reptiles. Part I. Cataphracta. 85 p., 10 pl., Treuttel, Wurtz and Co., London.

—— (1844). — Catalogue of the Tortoises, Crocodiles, and Amphisbaenians in the Collection of the British Museum, p. 1-80. Trust. Brit. Mus. (Nat. Hist.).

—— (1855-1872). — Catalogue of Shield Reptiles in the Collection of the British Museum. Part I (1855) : Testudinata, 79 p., 42 pl. ; Supplement (1870), 119 p., 40 fig. ; Appendix (1872), 28 p. London.

—— (1864). — Revision of the Species of Trionychidae found in Asia and Africa, with the Descriptions of some New Species. *Proc. Zool. Soc. London*, p. 76-98, 21 fig.

—— (1869 a). — Notes on the families and genera of Tortoises and on characters afforded by the Study of their Skulls. *Proc. Zool. Soc. London*, **12**, p. 165-225, 20 fig., 1 pl.

—— (1869 b). — Description of *Mauremys laniaria*, a new Fresh water Tortoise. *Proc. Zool. Soc. London*, p. 499-500, pl. 37.

—— (1873). — Notes on Chinese Mud-Tortoises (Trionychidae), with the Description of a new species sent to the British Museum by Mr. Swinhoei, and observations on the male Organ of this family. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (4e sér.), **12**, p. 156-164, London.

HARRASSOWITZ, H. L. F. (1919). — Eocaene Schildkröten von Messel bei Darmstadt. *Gentralbl. Min. Geol. Pal.*, p. 147-154.

—— (1922). — Die Schildkrötengattung *Anosteira* von Messel und ihre Stammesgeschichtliche Bedeutung. *Abh. Hess. Geol. Lond.*, Darmstadt, 6, 3, p. 133-239, 6 pl.

HARTENBERGER, J. L. (1971). — Les Rongeurs de l'Eocène d'Europe : leur évolution dans leur cadre biogéographique. Acad. Montpellier, Univ. Sc. Tech. Languedoc, Thèse Doc., 5 juin 1971, 74 p. dact., fig., tabl.

HARTENBERGER, J. L., SIGÉ, B. & SUDRE, J. (1969). — Les gisements de Vertébrés de la région montpelliéraine. I. Gisements éocènes. *Bull. B.R.G.M.* (2e sér.), 1, p. 7-18.

HAY, O. P. (1902). — Bibliography and Catalogue of the fossil Vertebrata of North America. *U.S. Geol. Surv.*, 868 p.

—— (1903). — On the existing genera of the Trionychidae. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, **42**, p. 268-274.

Source : MNHN, Paris

— (1904). — On some fossil turtles belonging to the Marsh Collection in Yale University Museum. *Amer. J. Sc.* (4e sér.), **18**, p. 261-276, 7 fig., pl. 11-16.

— (1905). — On the Skull of a new Trionychid, *Conchochelys admirabilis*, from the Puerco Beds of New Mexico. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **21**, 21, p. 335-338, 3 fig.

— (1906). — Descriptions of two new genera (*Echmatemys* and *Xenochelys*) and two new species (*Xenochelys formosa* and *Terrapene putnami*) of fossil Turtles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **22**, 3, p. 27-31, 7 fig.

— (1908). — The Fossil Turtles of North America. *Pub. Carnegie Inst.*, **75**, 568 p., 704 fig., 113 pl.

HERITSCH, F. (1909). — Jungtertiäre *Trionyx*. Reste aus Steiermark. *Jb. Geol. Reichsanst.*, **59**, p. 333-382, 2 fig., 3 pl. Wien, 1910.

HEUDE, P. M. (1880). — Mémoire sur les *Trionyx*. Mémoire concernant l'histoire naturelle de l'Empire Chinois par les Pères de la Compagnie de Jésus, **1**, p. V-VIII, 1-38, pl., Imprim. Mission Catholique, Shanghai.

HOERNES, R. (1881). — Zur Kenntnis der mittelmiocaenen Trionyx formen Steiermarks. *Jb. Geol. Reichsanst.*, **31**, p. 479-482, 4 fig. Wien.

— (1892). — Neue Schildkrötenreste aus Steierischen Tertiärablagerungen. *Verh. Geol. Reichsanst.*, **9**, p. 242-246. Wien.

HOFFSTETTER, R. & RAGE, J. C. (1972). — Les Erycinae fossiles de France (Serpents, Boidae). Compréhension et histoire de la sous-famille. *Ann. Paléont.*, **58**, 46 p., 2 pl. Paris.

HOOIJER, D. A. & MACLIO, V. J. (1973). — The earliest *Hipparion* South of the Sahara, in the late Miocene of Kenya. *Konink. Nederl. Akad. Wetensch.*, Proc.(sér. B), **76**, 4, p. 311-315, 1 pl.

HUGUENEY, M. (1969). — Les Rongeurs (Mammalia) de l'Oligocène supérieur de Coderet-Bransat (Allier). Thèse Doct., Fac. Sc. Univ. Lyon, 25 sept. 1965, nº 596, 227 p., 5 pl.

HUMMEL, K. (1927). — Die Schildkrötengattung *Trionyx* im Eozän von Messel bei Darmstadt und im aquitanischen Blättersandstein von Münzenberg in der Wetterau. *Abh. Hess. Geol. Land. Darmstadt*, **8**, 2, p. 1-96, 11 pl.

— (1929). — Die fossilen Weichschildkröten (Trionychia). Eine morphologisch-systematische und stammesgeschichtliche Studie. *Geol. Paläont. Abh.* (n. sér.), **16**, 5, p. 357-488, 34 fig.

— (1932). — Trionychia fossilia. Fossilium Catalogus, **1** : Animalia, pars 52, 106 p. ; W. Junk, Berlin.

— (1935). — Schildkröten aus der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales. *Nova Acta Leop.* (n. sér.), **2**, 5, p. 457-483, 29 fig., 3 pl.

JIMÉNEZ-FUENTES, E. (1968). — *Stereogenys salmanticensis* nov. sp., Quelonio eocénico del Valle del Duero. *Est. Geol.*, **24**, p. 191-203, 8 fig., Madrid.

— (1970 a). — Sobre un nuevo hallazgo de *Stereogenys salmanticensis*, Jim. *Studia Geol.*, **1**, p. 73-86, 4 fig., 1 pl. Salamanca.

— (1970 b). — Los reptiles fósiles del valle del Duero. Sobre un cuarto paratipo casi completo de *Stereogenys salmanticensis*, Jim. *Est. Geol.*, **26**, p. 245-259, 7 fig., Madrid.

— (1970 c). — Nuevos fragmentos específicos de Pelomedusidos luteciense del Valle del Duero. *Bol. R. Soc. Espan. Hist. Nat.* (Geol.), **68**, p. 243-257.

— (1971 a). — Los reptiles fósiles del Valle del Duero : *Podocnemis carbajosai*, nov. sp., del Eoceno de Salamanca. *Est. Geol.*, **27**, p. 85-93, 6 fig., Madrid.

— (1971 b). — Primer Pseudotrionyx espanol : *Allaeochelys casasecai*, nov. sp. del Luteciense de Corrales (Zamora). *Est. Geol.*, **27**, p. 153-166, 10 fig., Madrid.

— (1971 c). — Un *Podocnemis* (Chelonia, Pelomedusidae) del Ludiense de Aldearrubia (Salamanca). Tomo Conm. Primer Centenario *R. Soc. Esp. Hist. Nat.* Geol., p. 257-265, 3 fig.

— (1975). — *Duerochelys arribasi*, nov. gen., nov. sp., Pelomedusidae du Ludien du Bassin du Duero (Espagne). *Bull. Soc. Geol. Fr.* (7), **17**, 3, p. 410-415, 4 fig.

KHOSATZKY, L. I. & MLYNARSKI, M. (1966). — Fossil Tortoises of the genus *Geoemyda* Cray, 1834 (s. lat.) of Europe. *Acta Zool. Cracov.*, **13**, p. 397-421, 7 fig., 5 pl.

KRUMBIEGEL, C. (1963). — Trionychidenfunde (Fluss-Schildkröten) der Cattung *Trionyx* Geoffroy, 1809 aus der eozänen Braunkohle des Geseltales. *Geol. Jg.*, **12**, 2, p. 196-223, 9 fig., 5 pl., Berlin.

KUHN, O. (1941). — Testudinata triadica. Fossilium Catalogus, 1 : Animalia, pars 94, 12 p., C. Feller, Neubrandenburg.

— (1964). — Testudines. Fossilium Catalogus, 1 : Animalia, pars 107, 299 p., W. Junk, Gravenhage.

Source : MNHN, Paris

LANGE, B. (1970). — Sur l'existence d'un gisement fossilifère d'âge oligocène inférieur dans les phosphates du Quercy. *C. R. Soc. Géol. Fr.*, **5**, p. 151-152.

LARTET, E. (1851). — Notice sur la colline de Sansan. 42 p., J. A. Portes, Auch.

LAUBE, C. (1898). — Bericht über einen neuen *Trionyx* aus dem aquitanischen (plastichen) Thonen von Preschen bei Bilin in Böhmen. *Verh. Geol. Reichsanst.*, p. 232-333. Wien.

LAVOCAT, R. (1951). — Révision de la faune des Mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. 153 p., 26 pl., Sciences et Avenir, Paris.

LEIDY, J. (1871). — Turtles of Wyoming. *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, p. 102-103 (1871 a), 154-155 (1971 b).

LEMOINE, V. (1880). — Communication sur les Ossements fossiles des Terrains tertiaires inférieurs des environs de Reims. *Assoc. Franç. Avancement Sc.*, Congrès de Montpellier (29 août 1879), 17 p., Reims.

— (1889). — Considérations générales sur les Vertébrés fossiles des environs de Reims et spécialement sur les Mammifères de la faune Cernaysienne. *C. R. Congr. Intern. Zool.*, Paris, 1889, 233-280, 8 fig.

— (1896). — Étude sur les Couches de l'Eocène inférieur Rémois qui contiennent la faune Cernaysienne et sur deux types nouveaux de cette faune. *Bull. Soc. Geol. Fr.*, (3e sér.); **24**, p. 333-344, pl. 14.

LIEBUS, A. (1930). — Neue Schildkötenreste aus den tertiären Süsswassertonen von Preschen bei Bilin in Böhmen. *Rozprav. Stát. Geol. Ust. Ceskoslov.*, **4**, 57 p., 1 Fig., 4 pl.

LORTET, L. (1883). — Poissons et Reptiles du Lac de Tibériade et de quelques autres parties de la Syrie. *Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, 3, p. 99-194, 14 pl.

LOVERIDGE, A. & WILLIAMS, E. E. (1957). — Revision of the African Tortoises and Turtles of the Suborder Cryptodira. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **115**, 6, p. 163-557, 62 fig., 18 pl.

LYDEKKER, R. (1887). — Eocene Chelonians from the Salt-Range. *Palaeont. Ind.* (10), **4**, p. 59-65, 1 fig., 2 pl., Calcutta.

— (1889). — Catalogue of the Fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Part III. Chelonia. 239 p., 53 fig. *Trust. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*.

MCDOWELL, S. B. (1961). — On the major arterial canals in the ear region of Testudinoidea turtles and the classification of the Testudinoidea. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **125**, 2, p. 23-39.

— (1964). — Partition of the genus *Clemmys* and related problems in the taxonomy of aquatic Testudinidae. *Proc. Zool. Soc. London*, **143**, 2, p. 239-279, 11 fig.

MATHERON, P. (1869). — Notice sur les Reptiles fossiles des dépôts fluviolacustres crétacés du Bassin à lignite de Fuveau. *Mém. Ac. Imp. Sc. Bel. Let.*, Marseille, p. 5-39, 5 pl.

MATTHEW, W. D. & GRANGER, W. (1923). — The fauna of the Ardyn Obo formation. *Amer. Mus. Nov.*, **98**, p. 1-5.

MEYER, H. von (1832). — Paleologica zur Geschichte der Erde und ihrer Geschöpfe. 560 p. S. Schmerber, Frankfurt a.M.

— (1845). — Zur Fauna der Vorwelt. Fossile Saugetiere, Vögel und Reptilien aus dem Molasse-Mergel von Oeningen. 52 p., 12 pl., Schmerber, Frankfurt a.M.

— (1847 a). — *Palaeochelys bassenensis* im ältern Süsswasserkalk. *Jh. Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg*, **3**, 1, p. 167-168, 1 pl., fig. 11.

— (1847 b). — Mitteilungen an Prof. Bronn. Viele Tertiäre Knochen aus Steiermark. Reptilien und Fische in Molasse bei Günsburg. *N. Jb. Min. Geogn. Geol. Petr.*, II. Briefwechsel, B., p. 181-196, p. 190 et 194.

— (1851). — Mitteilungen an Prof. Bronn... « Mittel-tertiäre Saügetiere und Reptilien Knochen zu Haslach bei Ulm. ». *N. Jb. Min. Geogn. Geol. Petr.*, II. Briefwechsel, B., p. 75-81.

— (1852). — Ueber Chelydra Murchisoni und Chelydra Decheni. *Palaeontographica*, **2**, 5, p. 237-247, pl. 26-30.

— (1856). — Ueber den Jugendzustand der Chelydra Decheni aus der Braunkohle des Siebengebirges. *Palaeontographica*, **4**, 2, pl. 56-60, pl. 9, fig. 4-5.

MICHAUX, J. (1964). — Âge des Sables à Unios et Térédines (Eocène inférieur) d'Avenay (Marne) et leurs relations avec les sables de même nom des gisements classiques du Sud d'Épernay (Marne). *C. R. Soc. Géol. Fr.*, **3**, p. 103-104.

— (1973). — Description d'un crâne de *Trionyx* cf. *bruxelliensis* Winckler, 1869 (Reptilia, Chelonia) du Cuisien d'Épernay (Marne). *C. R. Soc. Geol. Fr.*, **3**, p. 92-94, 2 fig.

MITTERMEIER, R. A. (1972). — Zoogeography of fossil and living turtles. *Austral. Nat. Hist.*, p. 265-269, 4 fig.

Source : MNHN, Paris

MITTERMEIER, R. A. & WILSON, R. A. (1974). — Redescription of *Podocnemis erythrocephala* (Spix, 1824), an Amazonian Pelomedusid Turtle. *Papeis Avulsos Zool.*, **28**, 8, p. 147-162, 7 fig., 1 pl., S. Paulo.

MLYNARSKI, M. (1963). — Die plio-pleistozänen Wirbeltierfaunen von Hajnacka und Ivanovce (Slowakei) CSSR. IV. Schildkröten. Testudine. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **118**, p. 231-244, 4 pl.

— (1966 a). — Die fossilen Schildkröten in den ungarischen Sammlungen. *Acta Zool. Cracov.*, **11**, 8, p. 223-288, 15 fig., pl. 15-21.

— (1966 b). — Morphology of the shell of *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) (Testudines, Reptilia). *Acta. Biol. Cracov.* (Ser. Zool.), **9**, p. 219-233, pl. 29-32.

— (1969). — Remarks on the fossil Chelonians from Malusteni in Southern Moldavia, Roumania. *Acta Zool. Cracov.*, **14**, 7, p. 151-162, 3 fig.

MOODY, R. T. J. (1972). — The Turtle fauna of the Eocene Phosphates of Metlaoui, Tunisia. *Proc. Geol. Assoc.*, **83**, 3, p. 327-336, 3 fig., pl. 16-17.

MOODY, R. T. J. & WALKER, C. A. (1970). — A new trionychid Turtle from the British Lower Eocene. *Palaeontology*, **13**, 3, p. 503-510, 5 fig., 1 pl.

MURCHISON, R. I. (1830). — On a Fossil Fox found at Oeningen near Constance; with an account of the deposition which it was imbedded. *Trans. Geol. Soc. London*, **3**, 1824-1835, p. 277-290.

NECRI, A. (1892). — Trionici eocenici ed oligocenici del Veneto. *Mem. Soc. Ital. Sci.*, Mat. Fis. (sér. 3), **8**, 7, 53 p., 5 pl.

— (1893). — Nuove osservazioni sopra i trionici delle ligniti di Monteviale, 12 p., 2 pl., R. Stabilimento prosperini, Padova.

NOPCSA, F. (1923). — *Kallokibotium*, a primitive amphichelydean tortoise from the Uppermost Cretaceous of Hungary. *Palaeont. Hung.*, **1**, 34 p., 4 pl.

— (1931). — Sur des nouveaux restes de Tortues du Danien du Midi de la France. *Bull. Soc. Géol. Fr.* (5e sér.), **1**, 3-4, p. 223-235, 1 fig., pl. 12-13.

NOULET, J. B. (1867). — Nouveau genre de Tortues fossiles sous le nom d'*Allaeochelys*. *Mém. Ac. Imp. Sc. Toulouse* (6e sér.), **5**, p. 172-177.

OCUSHI, K. (1911). — Anatomische Studien an der japanischen dreikralligen Lippenschildkröte (*Trionyx japanicus*). *Morphol. Jb.*, **43**, p. 1-106, pl.

OWEN, R. (1842). — Report on British Fossil Reptiles. *Rep. British Assoc. Ad. Sc.*, 11th Plymouth Jul. 1841, p. 60-204.

OWEN, R. & BELL, A. (1849). — Monography of the Fossil Reptilia of the London Clay. Reptilia of the Tertiary Beds. *Palaeontogr. Soc. London*, Pt. I. Chelonia, p. 1-76, Suppl. to the Eocene Chelonia, pp. 77-79, 29 pl.

PARSONS, T. S. (1968). — Variation in the choanal Structure of Recent Turtles. *Canad. J. Zool.*, **46**, 6, p. 1235-1263, 13 fig., 3 tabl., 5 pl.

PARSONS, T. S. & STEPHENS, S. M. (1968). — The nasal anatomy of *Kinosternon* and *Sternotherus* (Testudines : Kinosternidae). *Canad. J. Zool.*, **46**, p. 399-404, 4 fig.

PETERS, K. F. (1855). — Schildkrötenreste aus den österreichischen Tertiärablagerungen. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien*, Math. natur. Kl., **9**, 22 p., 1 fig., 6 pl.

— (1868). — Zur Kenntnis der Wirbelthiere aus den Miocenschichten von Eibiswald in Steiermark. I. Die Schildkrötenreste (Auszug). *Sitz. Akad. Wiss. Wien*, Math. natur. Kl., **57**, 2, p. 72-74.

— (1868-1869). — Zur Kenntnis der Wirbelthiere aus den Miocenschichten von Eibiswald in Steiermark. I. Die Schildkrötenreste. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien*, Math. Natur. Kl., **29**, p. 111-124, 1 fig., 3 pl.

PICTET, F. J. & HUMBERT, A. (1855-1857). — O. des Chéloniens. *In* : PICTET, F. J., GAUDIN, Ch. Th., LA HARPE, Ph. de : Mémoire sur les Animaux vertébrés trouvés dans le terrain sidérolithique du Canton de Vaud et appartenant à la faune Eocène, 120 p., 13 pl. (Chéloniens, p. 102-115, pl. 9-13). J. Kessmann, Genève.

— (1856). — Monographie de la Molasse Suisse; matériaux pour la paléontologie suisse, 71 p., 22 pl., J. Kessmann, Genève.

PIDOPLICHKO, I. G. et TARASHCHUK, B. I. (1960). — [New genus of large headed (macrocephalous) turtle from the Pontian beds in the environs of Odessa]. *Zbirn. Prats. Zool. Mus. Akad. USSR*, **29**, p. 105-110. En Ukrainien, sommaire en russe, non consulté.

Source : MNHN, Paris

POMEL, A. (1846). — Mémoire pour servir à la Géologie paléontologique des terrains tertiaires du Département de l'Allier. *Bull. Soc. Géol. Fr.* (sér. 2), **3**, p. 353-373.

— (1847 a). — Note sur les Mammifères et les Reptiles fossiles des terrains éocènes de Paris, inférieurs au dépôt gypseux. *Arch. Sci. Phys. Nat.*, **4**, p. 326-330. Genève.

— (1847 b). — Note sur les animaux fossiles découverts dans le département de l'Allier. *Bull. Soc. Géol. Fr.* (sér. 2), **4**, p. 378-383, pl. 4.

— (1853). — Catalogue méthodique et descriptif des Vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire, et surtout dans la vallée de son affluent principal l'Allier. J. B. Baillère, Paris.

POMEROL, Ch. (1973). — Stratigraphique et Paléogéographie. Ere cénozoïque (Tertiaire et Quaternaire). 269 p., 235 fig., Doin, Paris.

POMEROL, Ch. & FEUGUEUR, L. (1968). — Guides Géologiques régionaux. Bassin de Paris, Île de France. 174 p., 16 pl., 82 fig., Masson et Cie, Paris.

POPOFF, . (1973). — La Bande Triasique de Barjols (Var) : la bordure sud-occidentale. Thèse de 3e cycle. Univ. Paris VI, 22 juin 1973, 160 p., 2 pl.

PORTIS, A. (1882). — Les Chéloniens de la Molasse Vaudoise conservés dans le Musée géologique de Lausanne. *Mém. Soc. Paléont. Suisse*, 9, 78 p., 29 pl.

— (1883). — Nuovi chelonii fossili del Piemonte. *Mem. R. Accad. Sc. Torino* (sér. 2), **35**, 12 p., 2 pl.

— (1885). — Resti de Chelonii Terziarii italiani. *Atti R. Accad. Sc. Torino*, **20**, 18 p., 1 pl.

— (1890). — I Rettili pliocenici del Valdarno Superiore e di alcune altre località plioceniche di Toscana. 32 p., 2 pl. Le Monnier Succ., Firenze.

PORTIS, A. (1901). — Il *Procyclanorbis Sardus* Port., nuovo trionychide fossile della Sardegna. *Bull. Soc. Geol. Ital.*, **20**, p. 51-79, 1 pl.

— (1903). — Sur l'interprétation de débris d'un Chélonien des environs de Reims. *Bull. Soc. Géol. Fr.* (4e sér.), **3**, p. 189-191.

RAMSAY, E. P. (1886-1887). — On a New Genus and Species of Fresh Water Tortoise from the Fly River, New Guinea. *Proc. Linn. Soc. New South Wales* (sér. 2), **1**, 1887, p. 158-162, pl. 3-6.

REINACH, A. von (1900). — Schildkrötenreste im Mainzer Tertiärbecken und in benachbarten, ungefähr gleichalterigen Ablagerungen. *Abh. Senckenb. Naturf. Ges.*, **28**, 135 p., 44 pl.

— (1903). — Schildkrötenreste aus dem ägyptischen Tertiär. *Abh. Senckenb. Naturf. Ges.*, **29**, 1, 64 p., 17 pl.

RICHARD, M. (1946). — Contribution à l'étude du Bassin d'Aquitaine. Les gisements de Mammifères Tertiaires. *Mém. Soc. Géol. Fr.* (n. sér.), **52**, 380 p., 52 cartes.

RINGEADE, M. (1967). — Étude en Aquitaine de niveaux continentaux à la limite éocène-oligocène. Découverte de Rongeurs Thériomorphes. *Actes Soc. Linn. Bordeaux* (sér. B), **104**, 7.

— (1971). — Les Biozones de Mammifères du Miocène inférieur d'Aquitaine. *Ve Congr. Néogène Méditerranéen.* 5 p. dactyl.

ROMAN, F. (1897). — Recherches stratigraphiques et paléontologiques dans le Bas-Languedoc. 366 p., 9 pl., *Ann. Univ. Lyon.*

ROMER, A. S. (1956). — Osteology of the Reptiles. 772 p., 248 fig., Univ. Chicago Press, Chicago.

— (1966). — Vertebrate Palaeontology. 3e ed., 468 p., 443 fig., 4 tabl., Univ. Chicago Press, Chicago-London.

RUSSELL, D. E. (1967). — Le Paléocène Continental d'Amérique du Nord. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.* (sér. C), **16**, 2, 99 p., 3 fig., Paris.

— (1968). — Succession, en Europe des faunes mammaliennes au début du Tertiaire. *In* : Colloque sur l'Eocène, Paris, mai 1968, *Mém. B.R.G.M.*, **58**, p. 291-296, 1 fig., 1 tabl.

RUSSELL, D. E., LOUIS, P. & SAVAGE, D. E. (1967). — Primates of the French early Eocene. *Univ. Calif. Pub. Geol. Sc.*, **73**, 46 p., 14 fig.

RUTOT, A. (1903). — Quelques découvertes paléontologiques nouvelles. II. Découverte d'une Tortue du genre « *Trionyx* » dans le Landénien supérieur du Hainaut. *Bull. Soc. Belge Géol.*, **17**, p. 193-195.

SACCO, F. (1889). — I Cheloni astiani del Piemonte. *Mém. R. Accad. Sc. Torino* (sér. 2), **39**, 37 p., 2 pl.)

SAUVAGE, H. E. (1873). — Note sur les Reptiles fossiles. 2. Sur une émyde des Lignites tertiaires des Basses-Alpes. *Bull. Soc. Géol. Fr.* (sér. 3), **1**, p. 371-375, pl. 8.

Source : MNHN, Paris

SAVAGE, D. E., RUSSELL, D. E. & LOUIS, P. (1966). — Ceratomorpha and Ancylopoda (Perissodactyla) from the Lower Eocene Paris Basin, France. *Univ. Calif. Pub. Geol. Sc.*, **66**, 38 p., 28 fig.

SCHMIDT, K. P. (1945). — A new Turtle from the Paleocene of Colorado. *Field Mus. Nat. Hist., Geol. Sc.*, **10**, p. 1-4, 1 fig.

SERRES, M. de (1838). — Note sur les animaux des terrains tertiaires marins supérieurs découverts dans le sol immergé des environs de Montpellier. *Ann. Sc. Nat.* (2e sér.), **9**, p. 280-292, Paris.

SIEBENROCK, F. (1897). — Das Kopfskelet der Schildkröten. *Sitz. Akad. Wiss., Wien.* Math. natur. Kl., **106**, 7, première partie, p. 245-328, 6 pl.

— (1902 a). — Zur Systematik der Schildkröten-Gattung *Podocnemis* Wagl. *Sitz. Akad. Wiss. Wien*, Math. natur-Kl., **61**, 1, 4, p. 157-170, 1 pl.

— (1902 b). — Zur Systematik der Schildkrötenfamilie Trionychidae Bell, nebst der Beschreibung einer neuen *Cyclanorbis* Art. *Sitz. Akad. Wiss., Wien.* Math. natur. Kl., **111**, 1, p. 807-846.

— (1906). — Zur Kenntnis der Schildkrötenfauna der Inseln Hainan. *Zool. Anz.*, **30**, 17-18, p. 578-586, 1 fig.

— (1907). — Ueber einige, zum Teil seltene Schildkröten aus Südchina. *Sitz. Akad. Wiss. Wien*, Math. natur. Kl., **116**, 1, p. 1764.

— (1909). — Synopsis der rezenten Schildkröten mit Berucksichtigung der in historischen Zeit ausgestorbenen Arten. *Zool. Jb.*, **10**, p. 427-618.

— (1913). — Schildkröten aus Syrien und Mesopotamien. *Ann. nat. Hofmus. Wien*, **27**, p. 171-225, 28 fig., 3 pl.

SIMPSON, C. C. (1961). — Historical Zoogeography of Australian Mammals. *Evolution*, **15**, 4, p. 431-446.

SISMONDA, A. (1839). — Notizie intorno a due fossili trovati nei colli di San Stefano Roero. *Mem. R. Accad. Sc. Torino* (sér. 2), **1**, p. 85.

SITTLER, Cl. (1969). — L'Eocène dans le Fossé Rhénan. *In* : Colloque sur l'Eocène. Paris, mai 1968. *Mém. B.R.G.M.*, **69**, p. 371-383.

SMITH, A. (1931). — The fauna of British India including Ceylon and Burma. Reptilia and Amphibia. 1. Loricata, Testudines, p. XXVIII + 185, pl., London.

SORBINI, L. (1972). — I fossili di Bolca. 133 p., Coret, Verona.

STEHLIN, H. G. (1904). — Sur les Mammifères des Sables Bartoniens du Castrais. *Bull. Soc. Géol. Fr.* (4e sér.), **4**, p. 470.

SUKHANOV, V. B. et NARMANDAKH, P. (1974). — [New Early Cretaceous Turtle from Continental Deposits of the Northern Gobi.] p. 192-220, 13 fig., pl. I-IV, *in* : KRAMARENKO, L. L. *et al.* ed. [Fauna and biostratigraphy of mesozoic and cenozoic of Mongolia], Nauka, Moscow.

TAUGOURDEAU, Ph. (1965). — *Podocnemys eremberti* n. sp., Pleurodire du Lutétien de Saint-Germain-en-Laye. *C. R. Soc. Géol. Fr.*, **5**, 1, p. 482.

TELLES ANTUNES, M., GINSBURG, L., TORQUATO, J. R. & UBALDO, M. L. (1973). — Âge des couches à Mammifères de la basse vallée du Tage (Portugal) et de la Loire moyenne (France). *C. R. Acad. Sc. Paris* (sér. D), **277**, p. 2313-2316.

TEPPNER, W. (1914). — *Trionyx pliocenicus* Lawley = *Trionyx hilberi* R. Hoernes. *Zentralbl. Min. Geol. Pal.*, **1**, p. 29-31.

THALER, L. (1969). — Une échelle de zones biochronologiques pour les Mammifères du Tertiaire d'Europe. *C. R. Soc. Géol. Fr.*, **4**, p. 118.

VALENCIENNES, M. A. (1863). — D'une espèce de Chélonien fossile d'un genre nouveau dans la craie du Cap de la Hève. *C. R. Acad. Sc. Paris* (sér. D), **56**, p. 317-322.

VIALLETON, L. (1924). — Membres et ceintures des Vertébrés Tétrapodes. 710 p., 270 fig., Doin, Paris.

VIANEY-LIAUD, M. (1972). — *In* : CARBONNEL *et al.* — Les apports de la paléontologie (spores et pollens, Charophytes, Ostracodes, Mammifères) à la stratigraphie et à la Paléogéographie des molasses de l'Oligocène supérieur de Barrême (Alpes de Hte-Prov.). *C. R. Acad. Sc. Paris*, sér. D, **275**, p. 2599.

VILLIERS, A. (1958). — Tortues et Crocodiles de l'Afrique Noire française. *Initiations africaines*, **15**, 354 p., 290 fig., IFAN, Dakar.

WAITE, E. (1905). — Osteology of the New Guinea turtle. *Rec. Austral. Mus.*, **6**, p. 110-118.

WALKER, C. A. (1966). — *Podocnemis somaliensis*, a new Pleurodiran turtle from the Middle Eocene of Somalia. *Palaeontology*, **9**, 3, p. 511-516, 5 fig., 1 pl.

Source : MNHN, Paris

WALKER, C. A. & MOODY, R. T. J. (1974). — A new trionychid turtle from the Lower Eocene of Kent. *Palaeontology*, **17**, 4, p. 901-907, 2 fig., 1 pl.

WALTHER, W. G. (1922). — Die Neu-Cuinea — Schildkröte *Carettochelys insculpta* Ramsay. *Nova Guinea*, Zool., **13**, p. 607-704, pl. 17-30, 4 fig.

WERMUTH, H. & MERTENS, R. (1961). — Schildkröten — Krokodile. Brückneehsen, p. I-XXVI, 422 p., 271 fig. G. Fischer, Jena.

WILLIAMS, E. E. (1950 a). — Variation and selection in the cervical central articulations of living turtles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **94**, 9, p. 505-562, 20 fig.

— (1950 b). — *Testudo cubensis* and the Evolution of Western hemisphere Tortoises. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **95**, 1, p. 1-36, 2 fig., 8 pl.

— (1952 a). — A staurotypine skull from the Oligocene of South Dakota (Testudinata, Chelydridae). *Breviora*, **2**, 14 p., 2 pl.

— (1952 b). — A new fossil Tortoise from Mona Island, West Indies, and a tentative arrangement of the Tortoises of the World. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **99**, 9, p. 543-560, pl. 44-47, 4 fig.

— (1953 a). — Fossils and the Distribution of Chelyid Turtles. 1. « *Hydraspis* » *leithii* (Carter) in the Eocene of India is a Pelomedusid. *Breviora*, **13**, 8 p., 3 pl.

— (1953 b). — A new fossil Tortoise from the Thomas Farm Miocene of Florida. *Bull. Mus. Camp. Zool.*, 107, **11**, p. 537-554, 4 pl., 1 fig.

— (1954 a). — A key and description of the living species of the genus *Podocnemis* (sensu Boulenger), Testudines Pelomedusidae. *Bull. Mus. Camp. Zool.*, **111**, p. 277-295, 9 fig.

— (1954 b). — New or redescribed pelomedusid skulls from the Tertiary of Africa and Asia (Testudines, Pelomedusidae). 1. *Dacquenys palaeomorpha*, new genus, new species, from the lower Oligocene of the Fayum, Egypt. *Breviora*, **35**, 8 p., 1 fig., 1 pl.

— (1954 c). — New or redescribed pelomedusid skulls from the Tertiary of Africa and Asia (Testudines, Pelomedusidae). 2. A Podocnemide skull from the Miocene of Moghara, Egypt. *Breviora*, **39**, 8 p., 2 pl.

— (1954 d). — Fossils and the Distribution of Chelyid Turtles. 2. Additional reputed Chelyid Turtles on Northern Continents : *Palaeaspis costybearii* (Owen) a Pelomedusid. *Breviora*, **32**, 6 p., 4 fig.

— (1954 e). — A new Miocene species of *Pelusios* and the evolution of that genus. *Breviora*, **25**, 7 p., 4 pl.

— (1954 f). — *Clemmydopsis* Boda, a valid lineage of Emydine Turtles from the european tertiary. *Breviora*, **28**, 9 p., 2 fig.

— (1956). — *Podocnemis bassleri*, a New Species of Pelomedusid Turtle from the Late Tertiary of Peru. *Amer. Mus. Nov.*, **1782**, 10 p., 5 fig.

WILLIAMS, E. E. & MCDOWELL, S. B. (1952). — The plastron of soft-shelled turtles (Testudinata, Trionychidae) : a new interpretation. *J. morphol.*, **90**, p. 263-280, 2 pl.

WIMAN, C. (1933). — Über Schildkröten aus den Oberen Kreide in New Mexico. *Nova Acta R. Soc. Sc. Upsala* (sér. 4), **9**, 5 p. 1-35, 12 fig., 6 pl.

WINKLER, T. C. (1869). — Des Tortues fossiles conservées dans le Musée Teyler. *Arch. Mus. Teyler*, **2**, p. 1-151, 33 pl.

WOOD, R. C. (1970). — A review of the fossil Pelomedusidae (Testudines, Pleurodira) of Asia. *Breviora*, **357**, 24 p., 3 fig., 4 pl.

— (1972). — A fossil Pelomedusid Turtle from Puerto Rico. *Breviara*, **392**, 13 p., 2 fig., 1 pl.

— (1973). — Fossil Marine Turtle Remains from the Paleocene of the Congo. *Ann. Mus. R. Afr. Centr.*, Sc. Geol., **75**, 2 fig., 28 p., 3 pl., Tervuren.

YEH, H. K. (1963). — Fossil Turtles of China. *Palaeont. Sin.* (n. sér. 6), **150**, 18, p. 1-112, 34 fig., 21 pl.

— (1965). — New materials of fossil Turtles of inner Mongolia. *Vert. Palasiat.*, **9**, 1, p. 47-69, 4 fig., 8 pl.

YOUNG, C. C. & CHOW, M. M. (1953). — New fossil reptiles from Szechuan, China. *Acta Sc. Sinica*, **2**, 3, p. 216-244, 8 fig., pl. 1-8.

— (1962). — Some reptilian fossils from the « Red Beds » of Kwantung and Chekiang. *Vert. Palasiat.*, **6**, 2, p. 130-137, 2 fig., 1 pl.

ZANGERL, R. (1945). — Fossil Specimens of *Macrochelys* from the Tertiary of the Plains. *Fieldiana Geol.*, **10**, 2, p. 5-12, 4 fig.

— (1947 a). — A new Anosteirine Turtle from Manchuria. *Fieldiana Geol.*, **10**, 3, p. 13-21, 4 fig.

Source : MNHN, Paris

— (1947 b). — Redescription of *Taphrosphys olssoni*, a fossil turtle from Peru. *Fieldiana Geol.*, **10**, 5, p. 29-40, 4 fig.

— (1948). — The vertebrate fauna of the Selma formation of Alabama. *Fieldiana Geol. Mem.*, **3**, 1-2, p. 1-56, 16 fig., 4 pl.

— (1959). — Rüdimentäre Carapaxbeschuppung bei jungen Exemplaren von *Carettochelys* und ihre morphogenetische Bedeutung. *Naturforsch. Gesell.*, Zürich, **104**, p. 138-147, 8 fig.

— (1969). — The turtle shell. *In* : Gans, C., Biology of the Reptilia. Vol. 1, Morph. A, Ch. 6, p. 311-339, 15 fig. A. d'A. Bellairs & T. S. Parsons ; Londres & New York, Acad. Press.

ZITTEL, K. A. (1889). — Handbuch der Palaeontologie. I. Paleozoologie, **3**, Vertebrata. XII. 900 p., 719 fig., München & Leipzig, 1887-1890.

ZUG, G. R. (1966). — The penial morphology and the relationships of cryptodiran turtles. *Mus. Zool. Univ. Michigan*, Occ. Pap., **647**, 23 p., 5 fig.

— (1971). — Buoyancy, Locomotion, morphology of the pelvic girdle and hindlimb, and systematics of Cryptodiran Turtles. *Mus. Zool. Univ. Michigan*, Miscell. Pub., **142**, 98 p., 21 fig., 15 tabl.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

## TABLEAU 20.

### LÉGENDE.

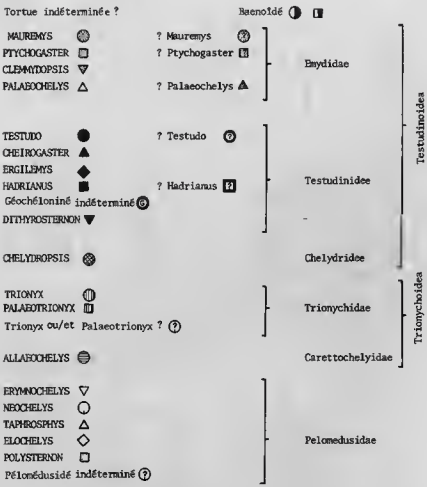


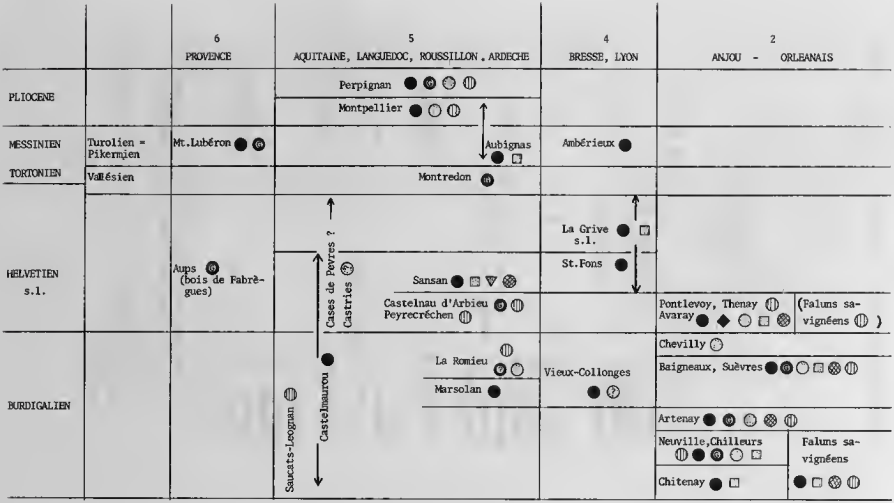

Tableau de répartition stratigraphique des localités, par régions (régions 1 à 6 cf. Fig. 49) avec report schématique des genres présents dans les gisements.

Des traits transversaux séparent les gisements de niveaux différents.

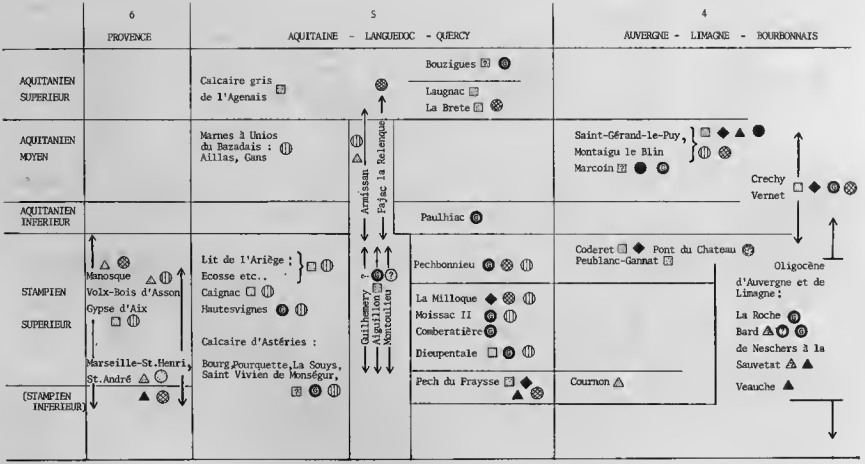
Des flèches montrent l'imprécision éventuelle du niveau de certaines localités.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 20 (*suite*).



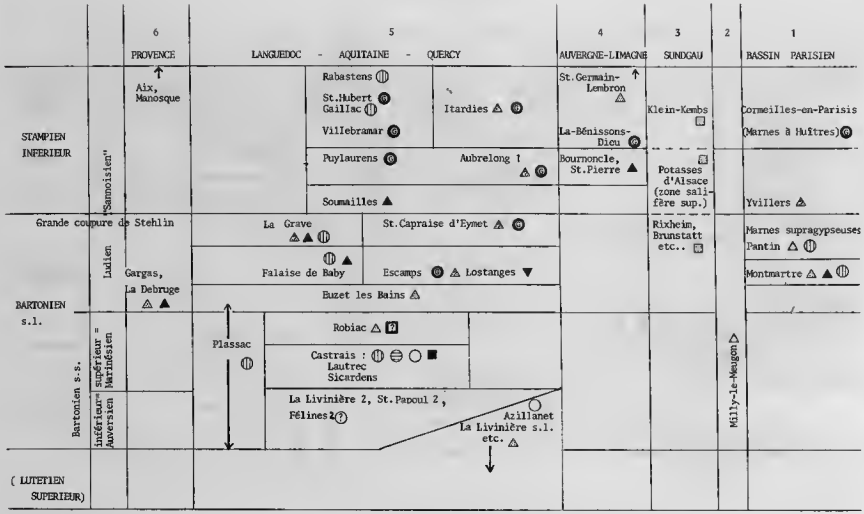

Source : MNHN, Paris



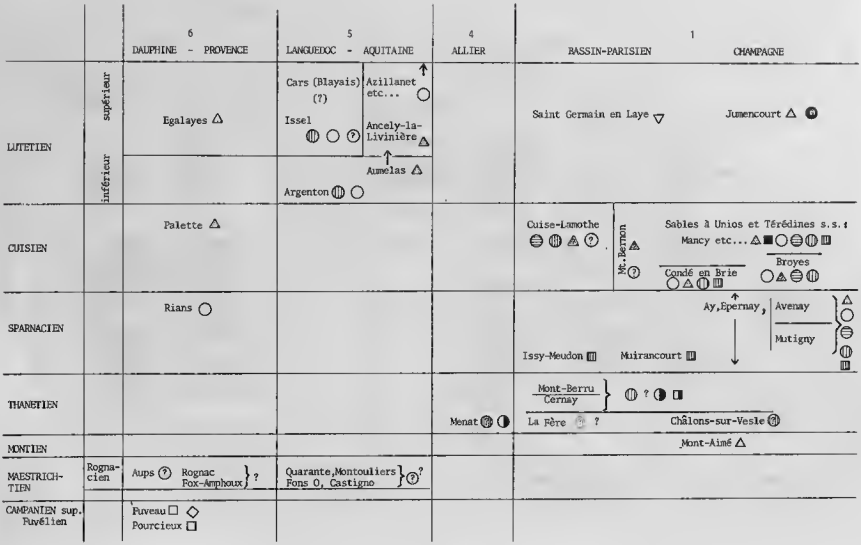



Source : MNHN, Paris

TABLEAU 20 (*suite*).




Source : MNHN, Paris






Source : MNHN, Paris

TABLEAU 21.

| | | FRANCE | EUROPE moins la France | ASIE moins l'Inde | INDE | AFRIQUE et MADAGASCAR ✪ | AMERIQUE du NORD | AMERIQUE du SUD | AUSTRALIE NOUVELLE-GUINEE |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| PELOMEDUSIDAE | continental | | | | | PLATYCHELOIDES Aptien | | | |
| | continentaux | ELOCHELYS, POLYSTERNON, Campanien sup. | | | | | | | |
| | côtiers | TAPHROSPHYS Montien | TAPHROSPHYS Lutétien<br>ROSASIA Maestrichtien sup. | | | TAPHROSPHYS Paléocène, Yprésien.<br>NIGEREMYS Maestrichtien | TAPHROSPHYS, BOTHREMYS, Crétacé sup.- Paléocène | APODICHELYS ? Turonien | |
| | continentaux | NEOCHELYS Sparnacien-Stampien ?<br>ERYMNOCHELYS Lutétien | NEOCHELYS Sparnacien - Ludien<br>PALAEASPIS Eocène inf. | | | NEOCHELYS ? Oligocène<br>ERYMNOCHELYS ?-Eocène-Pliocène, Actuel ✪<br>DACQUEMYS Oligocène | | PELTOCEPHALUS Crétacé sup.?- Actuel | |
| | | | | | SCHWOEBOEMYS Miocène sup., Pleistocène.<br>CARTEREMYS : Eocène Indéterminé ; Crétacé sup. | SCHWOEBOEMYS Eocène sup.<br>STEREOGENYS Eocène sup.- Oligocène | | PODOCNEMIS Crétacé sup.- Actuel<br>ROXOCHELYS Crétacé sup. | |
| | Pelusiinae continentaux | | | | | PELUSIOS Miocène-Actuel<br>PELOMEDUSA Actuel- Actuel ✪ | | | |

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 21 (*suite*).

| | FRANCE | EUROPE moins la France | ASIE moins l'Inde | INDE | AFRIQUE | AMERIQUE du NORD | AMERIQUE du SUD | AUSTRALIE ✪ NOUVELLE-GUINEE |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| CHELIDAE continentaux | | | | | | | CHELIDAE : 6 genres Crétacé sup.?- Tertiaire-Actuel | CHELIDAE : 4 genres ?-Oligocène ✪ Actuel-Actuel |
| TRIONYCHINAE | *PALAEOTRIONYX " Eocène inf. | "PALAEOTRIONYX" Paléocène-Eocène<br>EURYCEPHALOCHELYS Cuisien | | | | PALAEOTRIONYX Crétacé sup.- Paléocène-Eocène inf.?<br>=CONCHOCHELYS ? | | |
| | TRIONYX s.s. Thanétien-Pliocène | TRIONYX s.s. Paléocène-Pliocène | AMYDA Crétacé inf.- Actuel<br>(AMYDA, RAFETUS)<br>?PLASTOMENUS Eocène moyen | AMYDA ?- Miocène-Actuel<br>(AMYDA, ASPIDERETES, RAFETUS)<br>Autres genres _ Actuel | TRIONYX s.s. Miocène-Actuel | PLATYPELTIS Crétacé sup.? Eocène-Actuel<br>PLASTOMENUS ?-Eocène moyen | | |
| CARETTOCHELYINAE | ALLAEOCHELYS Sparnacien-Bartonien | ALLAEOCHELYS Eocène inf.- Bartonien | ALLAEOCHELYS ?? Eocène<br>ANOSTEIRA Eocène | | | ALLAEOCHELYS ? Eocène inf.<br>ANOSTEIRA Eocène | | CARETTOCHELYS Miocène - Actuel Actuel ✪ |
| EMYDIDAE | PALAEOCHELYS Sparnacien-Aquitanien<br>MAUREMYS Stampien sup.- Pliocène | PALAEOCHELYS Eocène inf.- Aquitanien<br>MAUREMYS ?Miocène-Actuel | MAUREMYS ?(Tertiaire )_ Actuel | | MAUREMYS Holocène ?- Actuel | | | |
| | PTYCHOGASTER Eocène sup.- Pontien<br>CLEMMYDOPSIS Helvétien inf.<br>EMYS Holocène-Actuel | PTYCHOGASTER Sannoisien-Pliocène<br>GEISELEMYS Lutétien<br>CLEMMYDOPSIS Miocène sup._ Pliocène inf.<br>EMYS Holocène-Actuel | ECHMATEMYS Eocène sup.<br>SAKYA Pontien-Pliocène (confins Europe)<br>EMYS Holocène-Actuel (Asie Mineure)<br>autres genres : Tertiaire - Actuel | | EMYS ?- Actuel | ECHMATEMYS Eocène inf.- Oligocène<br>autres genres : Tertiaire-Actuel ?-Actuel | | |

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 21 (*suite*).

| | FRANCE | EUROPE hors de France | ASIE | INDE Iles Océan Indien ✪ | AFRIQUE et MADAGASCAR ✪ | AMERIQUE du NORD | AMERIQUE du Sud, Galapagos ✪ | AUSTRALIE NOUVELLE-GUINEE |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| TESTUDINIDAE | HADRIANUS Cuisien-Bartonien | HADRIANUS Lutétien | HADRIANUS Eocène moyen | | HADRIANUS Eocène sup. | HADRIANUS Eocène inf., moyen | | |
| | CHEIROGASTER Ludien-Aquitanien | CHEIROGASTER ? Aquitanien | | | | | | |
| | ERGILEMYS Stampien sup. | | ERGILEMYS Stampien-Pliocène | | | | | |
| | GEOCHELONE : Indéterminés Miocène-Pliocène | | autres genres ou autres sous-genres de Geochelone s.l. : Eocène - Actuel - Actuel ✪ | | | | Actuel ✪ Miocène-Actuel | |
| | TESTUDO Stampien sup.? Aquitanien - Actuel | TESTUDO Aquitanien - Actuel | TESTUDO Oligocène-Actuel | | TESTUDO Holocène ?-Actuel | | | |
| | DITHYROSTERNON Eocène sup. | DITHYROSTERNON Eocène sup. | | | | | | |
| CHELYRIDAE | CHELYDROPSIS Stampien sup. - Helvétien inf. | CHELYDROPSIS Stampien - Pliocène | CHELYDROPSIS Oligocène inf. - Miocène | | | PROTOCHELYDRA Paléocène<br>MACROCLEMYS Miocène-Actuel<br>CHELYDRA Pliocène-Actuel | CHELYDRA Actuel | |

TABLEAU de répartition des genres étudiés :

hors de France, on a indiqué la présence éventuelle, dans chaque famille, d'autres genres ou de groupes familiaux voisins dont il a été question dans le présent mémoire.

Source : MNHN, Paris

## TABLEAU 22. — Répartition mondiale des familles étudiées.

### LÉGENDE.

◊ : origine des Chelydridae en Asie. De là, passage en Amérique du Nord ◊ et plus tard en Europe ◆

◆ : Chelydropsis est venu d'Asie ◆ en Europe.

▲ : Carettochelye de Nouvelle Guinée est originaire d'Asie ▲

Ø : origine des Trionychinae et des Lissemydinae de l'Inde dans les Trionychinae d'Asie avant le Miocène supérieur. Ø

✳ : Lissemydinae d'Afrique originaires de l'Inde ✳

←—→ : origine des Trionychinae: Asie ⟶ Amérique du Nord ⟶ Europe ⟶ Afrique

•••••→ origine des Pelomedusidae continentaux (2), Podocnemidinae.

Ø : origine des Pelomedusidae marine-côtiere (1) du groupe Taphrosphys:
deux possibilités d'origine :
- indépendamment de celle du groupe (2)
- origine dans un Péloméduséidé Afro-eudaméricain du groupe (2)

● : les Pelomedusidae du groupe (3), Stereogenys-Schwoeboemys en Inde sont venus d'Afrique ● à une période indéterminée

→ →?→ → : origine des Pelomedusinae (4) continentaux dans le plus ancien Péloméduséidé d'Afrique ?

●}—— : origine des Chelidae, dans un Pleurodire apparenté à Pletychelys, en Amérique du Sud. De là, passage en Australie puis en Nouvelle Guinée à des époques encore imprécisées.

⊖ : origine des Testudinidae, Emydidae et Chelydridae d'Amérique du Sud en ⊖ Amérique du Nord

●—●—●→ : Testudinidae

◁—◁—◁→ : Emydidae

●—●—●—●→ : Chelydridae

▲—▲—▲→ : Trionychinae

∩—∩→ : Lissemydinae

——— : Pelomedusidae

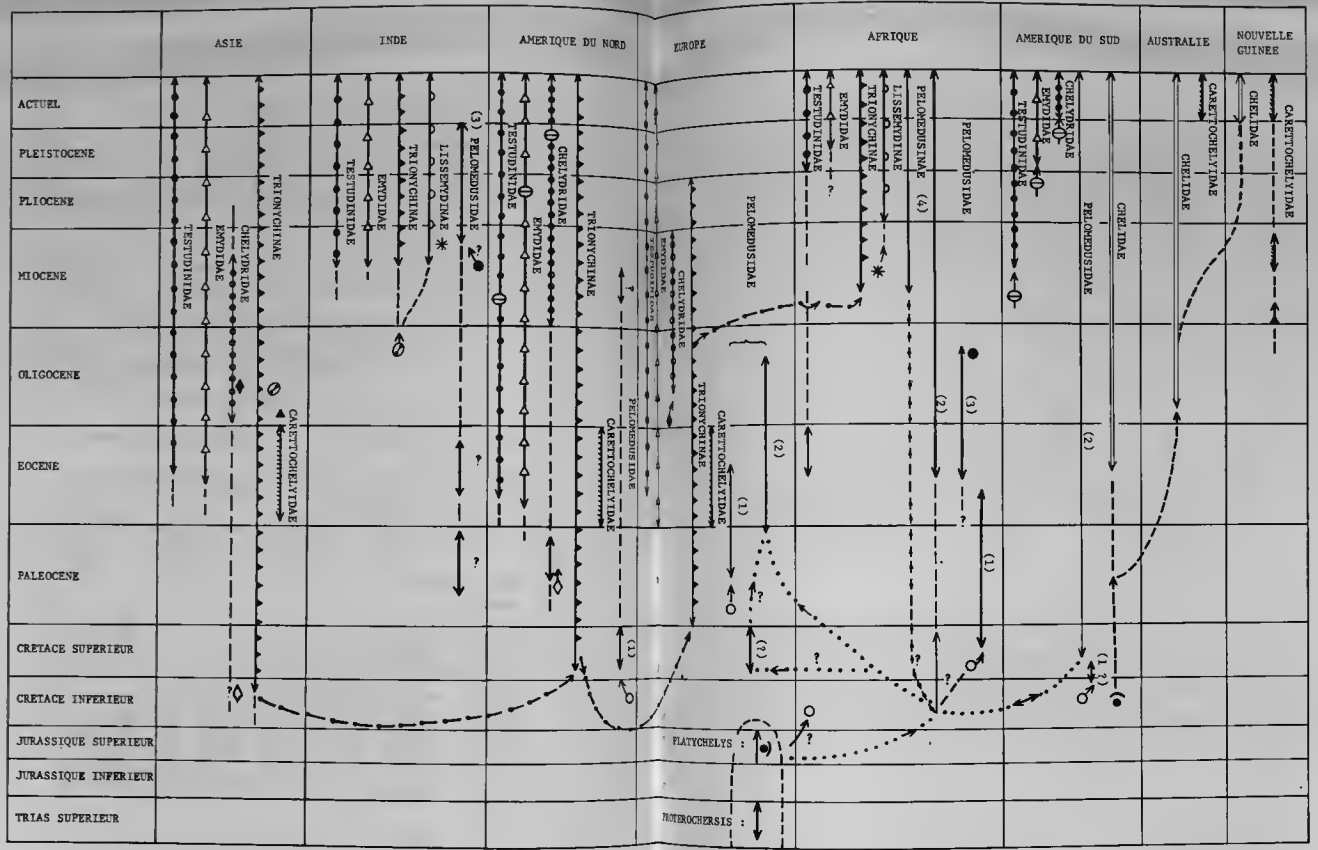
——— : Chelidae

〰〰〰 : Carettochelyidae

ERRATA : Les Lissemydinae sont attestés en Afrique plus anciennement qu'en Inde : dès le Miocène inférieur d'Afrique de l'Est (*Cycloderma victoriae* Andrews, 1914) et non dès le Pliocène.

Source : MNHN, Paris

TABLE 22 (*suite*).




ERRATA : Les Lissemydinae sont attestés en Afrique plus anciennement qu'en Inde : dès le Miocène inférieur d'Afrique de l'Est (*Cyclanderma victoriae* Andrews, 1914) et non dès le Pliocène.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

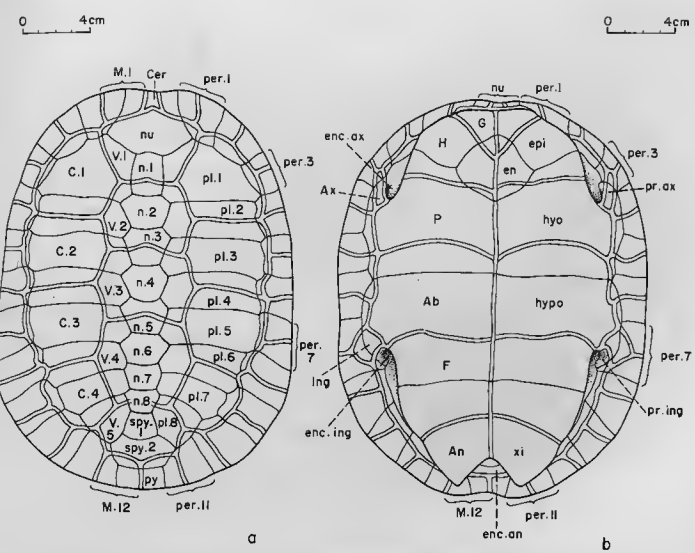



FIG. 47. — Carapace d'Emydidé actuel, *Mauremys caspica leprosa* (Schweigger); MNHN, × 0,6. Dénomination des écailles épidermiques (écussons) et des plaques dermiques.

a. — Bouclier = dossière = carapace dorsale ; face dorsale = externe.

b. — Carapace, face ventrale; bordure de la carapace dorsale, face interne + plastron, face externe.

*enc. an, enc. ax, enc. ing*, encoches anale, axillaire et inguinale. Écailles : *Ab*, abdominale ; *An*, Anale ; *Ax*, Axillaire ; *C. 1* à *C. 4*, Costales ; *Cer*, Cervicale ; *F*, Fémorale ; *G*, Gulaire ; *H*, Humérale ; *Ing*, Inguinale ; *M. 1* à *M. 12*, Marginales 1 à 12 ; *P*, Pectorale ; *V. 1* à *V. 5*, Vertébrales 1 à 5.

Plaques : *en*, entoplastron ; *epi*, épiplastron ; *hyo*, hyoplastron ; *hypo*, hypoplastron ; *n. 1* à *n. 8*, neurales 1 à 8 ; *nu*, nuchale ; *per. 1* à *per. 11*, périphériques 1 à 11 ; *pl. 1* à *pl. 8*, pleurales 1 à 8 ; *pr. ax*, processus axillaire ; *pr. ing*, processus inguinal ; *py*, pygale ; *spy. 1*, *spy. 2*, suprapygales 1 et 2 ; *xi*, xiphiplastron.

Source : MNHN, Paris

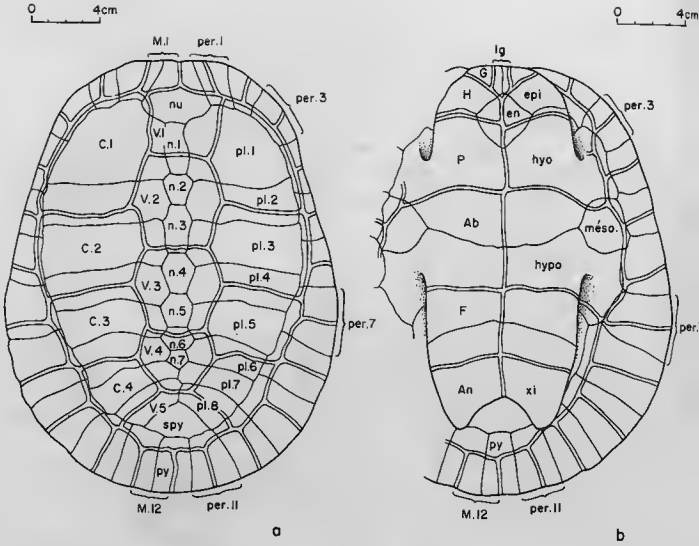



FIG. 48. — Carapace de Pélomédusidé actuel, *Podocnemis erythrocephala* (Spix); MNHN 8363, × 1/2.
a. — Face dorsale.
b. — Face ventrale.
Abréviations : voir fig. 47 et : *Ig*, écaille Intergulaire ; *meso*, mésoplastron.

Source : MNHN, Paris

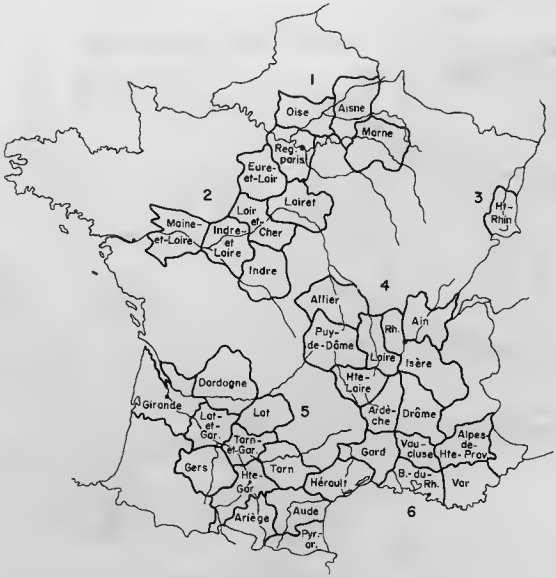



FIG. 49. — Carte des départements français ayant fourni des tortues continentales au Crétacé supérieur et au Tertiaire.

1 — Région du Bassin Parisien. Région parisienne : Seine, Hauts-de-Seine, Seine-Saint-Denis, Val-de-Marne, Yvelines, Oise, Aisne, Marne.

2 — Région Ouest, principalement Faluns d'Anjou et Sables de l'Orléanais : Maine-et-Loire, Indre-et-Loire; Loir-et-Cher, Loiret, Eure-et-Loire; Indre.

3 — Région du Sundgau et potasses d'Alsace : Haut-Rhin.

4, 6 — Région centrale et Sud-Est, principalement Massif Central, Auvergne, Région du Rhône, Dauphiné et Provence : Allier, Puy-de-Dôme, Loire, Haute-Loire, Ain, Rhône, Isère, Ardèche, Drôme, Gard, Vaucluse, Bouches-du-Rhône, Alpes-de-Haute-Provence, Var.

5 — Région Sud-Ouest, Aquitaine, Languedoc, Roussillon, Quercy : Gironde, Dordogne, Lot-et-Garonne, Lot, Tarn-et-Garonne, Gers, Haute-Garonne, Ariège, Tarn, Pyrénées-Orientales, Aude, Hérault.

*B.-du-Rh.*, Bouches-du-Rhône; *Gar.*, Garonne; *Ht, Hte*, Haut, Haute; *Prov.*, Provence; *Pyr.-Or.*, Pyrénées-Orientales; *Rég. paris.*, Région parisienne; *Rh.*, Rhône.

Source : MNHN, Paris

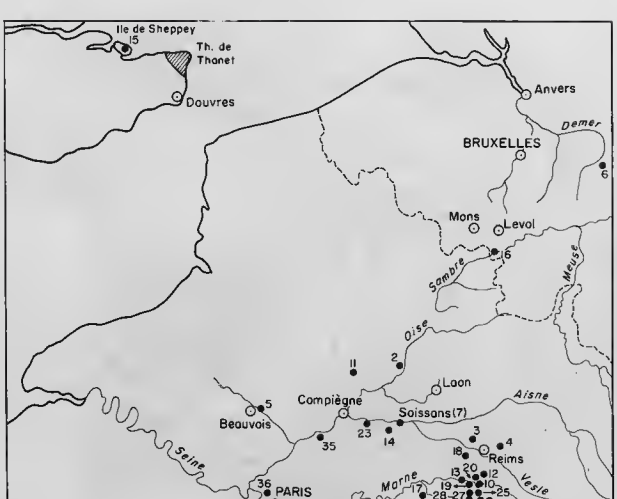



Fig. 50. — Répartition des Gisements à tortues du Bassin Parisien, région 1 de la Fig. 49. En partie d'après Russell, 1968, fig. 1.

Montien : 1. Mont-Aimé (Ma).

Thanétien (Th) : 2. La Fère (Ai) ; 3. Châlons-sur-Vesle, 4. Cernay-les-Reims et Mont-de-Berru (Ma) ; 5. Bracheux (Oi).

Sparnacien : 6. Dormaal (Belgique) ; 7. Soissons (Ai) ; 8. Meudon, 9. Issy-les-Moulineaux (Hauts-de-Seine) ; 10. Ay (Ma) ; 11. Muirancourt (Oi) ; 12. Avenay, 13. Damery (Ma) ; 14. Cœuvres-et-Valsery (Ai) ; 15. Ile de Sheppey (Angleterre) ; 16. Erquelinnes (Belgique) ; 17. Condé-en-Brie (Ai) ; 18. Pourcy, 19. Épernay, 20. Mutigny (Ma).

Cuisien : 21. Broyes, 22. Avize (Ma) ; 23. Cuise-Lamothe (Oi) ; 24. Grauves, 25. Cuis, 26. Mancy, 27. Monthelon, 28. Chavot (Ma).

Lutétien : 29. Saint-Germain-en-Laye (Yv.).

Eocène supérieur — Oligocène inférieur : 30. Montreuil (SSD) ; 31. Villejuif (Val-de-Marne) ; 32. Pantin, 33. Romainville et Noisy-le-Sec (SSD) ; 34. Montmartre (Seine) ; 35. Yvillers (Oi) ; 36. Cormeilles-en-Parisis (Yv).

*Ai*, Aisne ; *Ma*, Marne ; *Oi*, Oise ; *SSD*, Seine-Saint-Denis ; *Yv*, Yvelines.

Source : MNHN, Paris

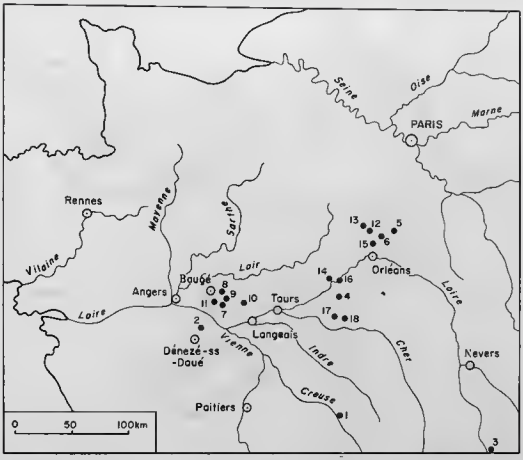



Fig. 51. – Répartition des gisements à tortues de la région Ouest, principalement Anjou-Orléanais, région 2, fig. 49; En partie d'après Ginsburg, 1963.

Lutétien : 1. Argenton-sur-Creuse (Indre).

Eocène supérieure : 2. La Roche-Rabot = Milly-le-Meugon (ML).

Aquitanien : 3. Saint-Cérand-le-Puy (Allier).

Burdigalien – Helvétien : 4. Chitenay (LCh); 5. Chilleurs-aux-Bois, 6. Neuville-aux-Bois (Loi); 7. Noyant-sous-le-Lude, 8. Pontigné, 9. Dénezé (ML); 10. Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire); 11. Lassé (ML); 12. Artenay (Loi); 13. Baigneaux-en-Beauce (Eure-et-Loire); 14. Suèvres (LCh); 15. Cheviliy (Loi); 16. Avaray, 17. Pontlevoy, 18. Thenay (LCh).

*LCh*, Loir-et-Cher; *Loi*, Loiret; *ML*, Maine-et-Loire.

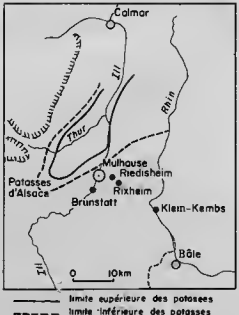



Fig. 52. – Répartition des gisements à *Ptychogaster* des potasses d'Alsace et du Sundgau (Haut-Rhin), région 3, fig. 49.

Source : MNHN, Paris

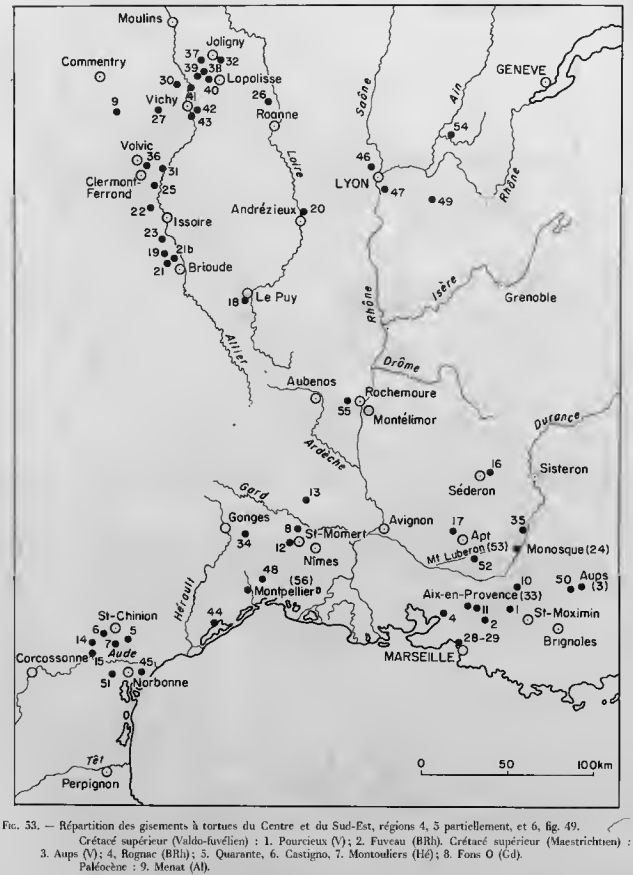



Fig. 53. — Répartition des gisements à tortues du Centre et du Sud-Est, régions 4, 5 partiellement, et 6, fig. 49.

Crétacé supérieur (Valdo-fuvélien) : 1. Pourcieux (V); 2. Fuveau (BRh). Crétacé supérieur (Maestrichtien) : 3. Aups (V); 4. Rognac (BRh); 5. Quarante, 6. Castigno, 7. Montouliers (Hé); 8. Fons O (Cd).

Paléocène : 9. Menat (Al).

Eocène : 10. Rians (V); 11. Palette (BRh); 12. Robiac, 13. Euzet-les-Bains (Cd); 14. Azillanet, 15. Olonzac (Hé); 16. Egalayes (Drôme); 17. La Débruge (Vau).

Oligocène : 18. Ronzon, 19. Bournoncle-Saint-Pierre (HL); 20. Vauche (L); 21. La Roche (HL); 21bis. Entre Neschers et La Sauvetat (HL); 22. Bard, 23. Saint-Germain-Lembron (PD); 24. Manosque (AHPr); 25. Cournon (PD); 26. La Bénissons-Dieu (L); 27. Cannat (Al); 28. Marseille, Séon-Saint-André, 29. Marseille, Saint-Henri (BRh); 30. Coderet (Al); 31. Pont-du-Chateau (PD); 32. Peublanc (Al); 33. Aix-en-Provence (BRh); 34. Montoulieu (Hé); 35. Volx (AHPr).

Miocène inférieur (Aquitanien) : 36. Marcoin (PD); 37. Tréteau, 38. La Chacotte, Montaigu-le-Blin, 39. Langy, 40. Saint-Gérand-le-Puy, 41. Créchy, 42. Vernet, 43. Abrest (Al); 44. Bouzigues (Hé); 45. Armissan (Au). →

Source : MNHN, Paris

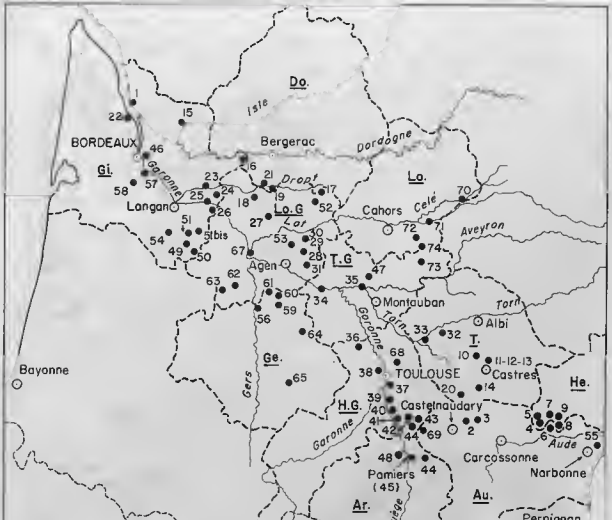



FIG. 54. — Répartition des gisements à tortues du Sud-Ouest, région 5, fig. 49. En partie d'après M. Richard, 1946.

Eocène : 1. Blaye (Gi) ; 2. Issel, 3. Saint-Papoul (Au) ; 4. La Livinière, 5. Félines (Hé) ; 6. Pépieux (Au) ; 7. Cesseras, 8. Olonzac, 9. Azillanet (Hé) ; 10. Lautrec, 11. Sicardens, 12. La Badaïré, 13. La Vivarié, 14. La Massale (T).

Eocène supérieur — Oligocène : 15. La Grave, 16. Falaise de Baby (Gi) ; 17. Langlès, 18. Soumailles (LoG) ; 19. Sainte-Marthe = Pourquette (Do) ; 20. Puylaurens (T) ; 21. Eymet, près Saint-Capraise (Do) ; 22. Bourg, 23. Monségur, 24. Saint-Sulpice-de-Cuilleragues, 25. Sainte-Gemme, 26. Saint-Vivien-de-Monségur (Gi) ; 27. Villebramar (LoG) ; 28. Comberatière, 29. La Milloque, 30. Saint-Thomas, 31. Hautevignes (LoG) ; 32. Gaillac, 33. Rabastens (T) ; 34. Dieupentale, 35. Moissac (TG) ; 36. Verdun-sur-Garonne ; 37. Ginestous ; 38. Pechbonnieu, 39. Venerque, 40. Grépiac, 41. Auterive, 42. Monestrol, 43. Caignac, 44. Cibel (HG) ; 45. Pamiers (Ar) ; 46. La Souys (Gi) ; 47. Saint-Hubert (TG) ; 48. Escosse (Ar).

Miocène inférieur : 49. Bazas, 50. Birac, 51. Cans, 51 bis Aillas (Gi) ; 52. Paulhiac, 53. Laugnac (LoG) ; 54. Saint-Gôme (Gi) ; 55. Armissan (Au) ; 56. La Brète, près de Gondom (Ge).

Miocène moyen et supérieur : 57. Léognan, 58. Pont-Pourquey = Saucats (Gi) ; 59. Marsolan, 60. Pellécahus, 61. La Romieu (Ge) ; 62. Peyrecrèchen, 63. Sos (LoG) ; 64. Castelnau d'Arbieu, 65. Sansan (Ge).

Pliocène : 66. Perpignan (PyO).

Miocène imprécis : 67. Aiguillon (LoG) ; 68. Castelmaurou (HG) ; 69. Fajac-la-Relenque (Au).

Phosphorites du Quercy (Eocène supérieur — Oligocène), localités situées à proximité des gisements : 70. Figeac, 71. Cajarc, 72. Escamps (Lo) ; 73. Caylus (TC) ; 74. Bach (Lo).

*Au*, Aude ; *Ar*, Ariège ; *Do*, Dordogne ; *Ge*, Gers ; *Gi*, Gironde ; *Hé*, Hérault ; *HG*, Haute-Garonne ; *Lo*, Lot ; *LoG*, Lot-et-Garonne ; *PyO*, Pyrénées-Orientales ; *T*, Tarn ; *TG*, Tarn-et-Garonne.

---

Miocène moyen et supérieur : 46. Vieux-Gollonges = Mont-Geindre, 47. Saint-Fons (Rhône) ; 48. Castries (Hé) ; 49. La Grive-Saint-Alban (Isère) ; 50. Aups-Bois-de-Fabrègues (V) ; 51. Montredon (Au) ; 52. Gucuron, 53. Mont-Luberon = Léberon (Vau) ; 54. Ambérieux (Ain) ; 55. Aubignas (Ardèche).

Pliocène : 56. Montpellier (Hé).

*Al*, Allier ; *AHPr*, Alpes de Haute-Provence ; *Au*, Aude ; *BRh*, Bouches-du-Rhône ; *Gd*, Gard ; *Hé*, Hérault ; *HL*, Haute-Loire ; *L*, Loire ; *PD*, Puy-de-Dôme ; *V*, Var ; *Vau*, Vaucluse.

Source : MNHN, Paris

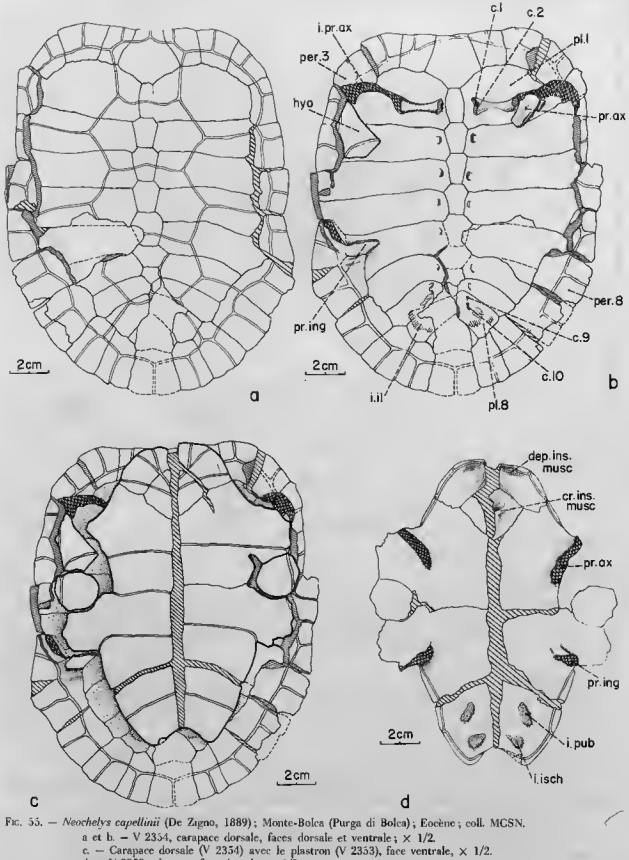



FIG. 55. — *Neochelys capellinii* (De Zigno, 1889); Monte-Bolca (Purga di Bolca); Eocène; coll. MCSN.

a et b. — V 2354, carapace dorsale, faces dorsale et ventrale; × 1/2.

c. — Carapace dorsale (V 2354) avec le plastron (V 2353), face ventrale, × 1/2.

d. — V 2353, plastron, face dorsale, × 1/2.

*c. 1*, *c. 2*, *c. 9*, *c. 10*, extrémités médianes libres des côtes 1, 2, 9 et 10; *cr. ins. musc*, crêtes d'insertions musculaires (*deltoidis* et *sternomastodoideus* Bojanus); *dép. ins. musc*, dépression pour l'insertion antérieure du muscle *deltoidis* Bojanus; *hyo*, hyoplastron (fragment détaché du reste du plastron); *i. il*, insertion de l'ilion sur les pleurales 7 et 8; *i. isch*, *i. pub*, insertions de l'ischion et du pubis sur le xiphiplastron; *i. pr. ax*, insertion du processus axillaire sur la pleurale 1 et la périphérique 3; *per. 3*, *per. 8*, périphériques 3 et 8; *pl. 1*, *pl. 8*, pleurales 1 et 8; *pr. ax*, processus axillaire (en b, fragment déplacé); *pr. ing*, processus inguinal inséré sur les périphériques 7 et 8.

Source : MNHN, Paris

Fig. 56

Fig. 57

Fig. 58

Fig. 59

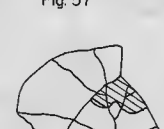



Fig. 60

Fig. 61

Fig. 62

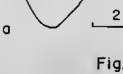



Fig. 63

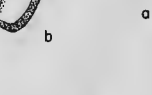



Fig. 64

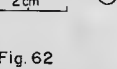



Fig. 65

*Neochelys* sp.; Dormaal, Sparnacien inférieur; IRScNB, IG 23197, × 1.

Fig. 56a et b. — Épiplastron gauche, faces dorsale et ventrale.

Fig. 57. — Épiplastron droit, face ventrale.

Fig. 58. — Entoplastron, face ventrale.

Fig. 59-60. — Deux reconstitutions du trajet des sillons des écailles Gulaires et Intergulaires, à partir des épiplastrons gauche et droit et de l'entoplastron.

Fig. 61a et b. — Xiphiplastron droit, faces dorsale et ventrale.

Fig. 62a et b. — Xiphiplastron gauche, faces dorsale et ventrale.

Fig. 63. — Mésoplastron, face ventrale.

Fig. 64. — Nuchale, face dorsale.

Fig. 65. — Suprapygale, face dorsale.

Source : MNHN, Paris

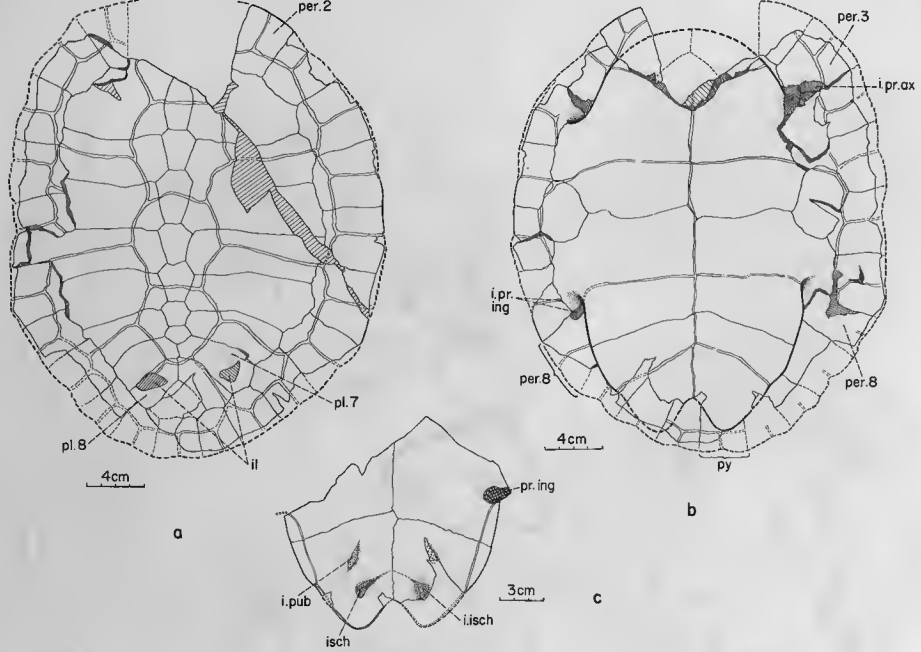



FIG. 66. — ? *Neochelys mouttolivensis* (Roman, 1897); Montoulieu, Stampien; UL 1, 92839, holotype, × 1/3.

a. — Carapace dorsale, face dorsale.

b. — Carapace, face ventrale.

c. — Lobe postérieur du plastron, face dorsale.

*i. isch*, insertion de l'ischion; *il*, ilions perçant la pleurale 7 droite et la pleurale 8 gauche; *i. pr. ax*, insertion du processus axillaire sur la périphérique 3; *i. pr. ing*, insertion du processus inguinal sur les périphériques 7 et 8; *i. pub*, insertion du pubis; *isch*, ischion; *per. 2*, *per 3*, *per. 8*, périphériques 2, 3 et 8; *pl. 7*, *pl. 8*, pleurales 7 droite et 8 gauche; *pr. ing*, processus inguinal; *py*, pygale.

Source : MNHN, Paris

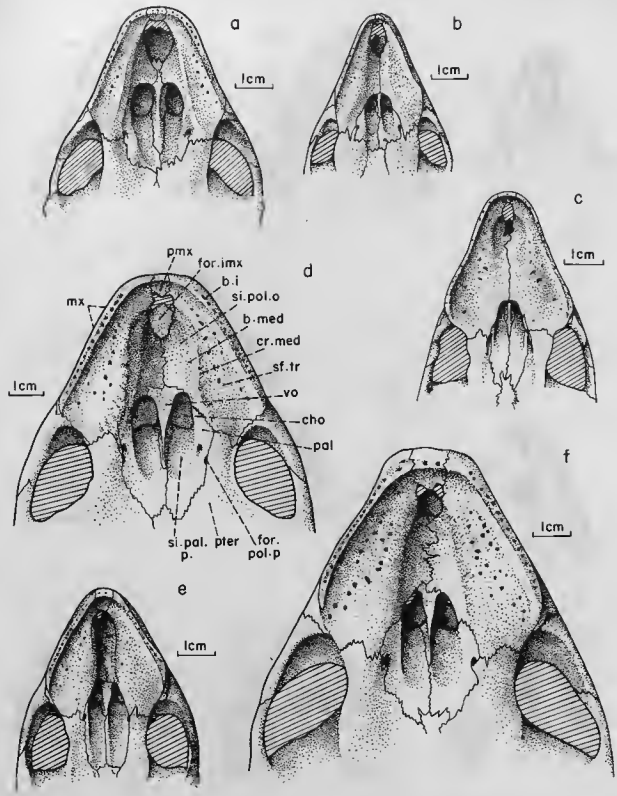



FIG. 67. — *Trionyx* (s. l.) actuels; partie antérieure du crâne, face ventrale, région palatine.

a. — *T. euphraticus*; NHMW, 132, × 1.
b. — *T. triunguis*; BM 54-1-14-4, × 1.
c. — *T. sinensis*; MNHN, × 1.
d. — *T. gangeticus*; BM 86-8-26-1, × 1.
e. — *T. hurum*; BM 68-2-12-15, × 1.
f. — *T. cartilagineus*; MNHN, 1983-1817, × 1.

*b. i*, bord inférieur du bec = bord externe de la surface triturante = bord labial; *b. med*, bord médial du bec; *cho*, choane; *cr. med*, crête marquant la limite médiale de la surface triturante; *for. imx*, foramen intermaxillaire; *for pal. p*, *foramen palatinum posterius*; *mx*, maxillaire; *pal*, palatin; *pmx*, prémaxillaire; *pter*, ptérygoïde; *sf. tr*, surface triturante; *si. pal. a*, sillon palatin antérieur (partie préchoanale du sillon); *si. pal. p*, sillon palatin postérieur (partie choanale et postchoanale du sillon); *vo*, vomer.

Source : MNHN, Paris

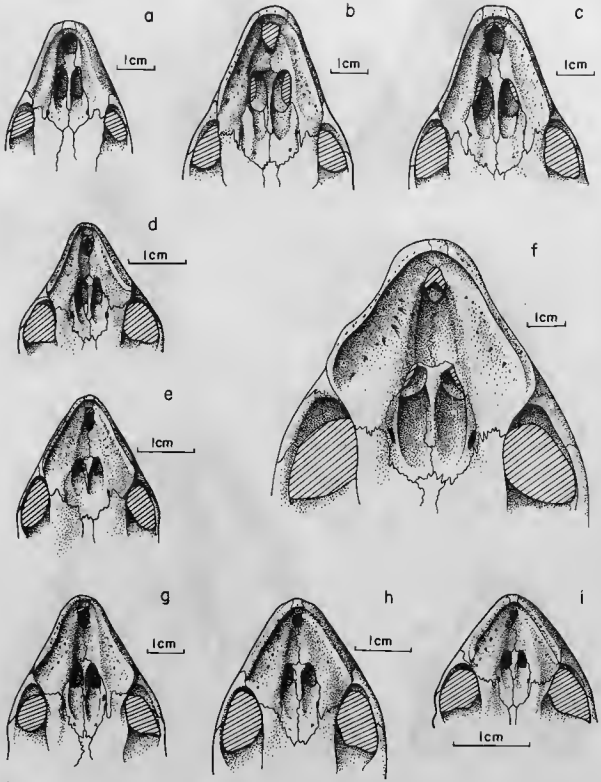



FIG. 68. — *Trionyx* (s. l.) actuels, suite.

a. — *T. « spiniferus emoryi »*; BM 73-8-13-6, × 1.
b. — *T. ferox ferox*; MNHN, 1943-125, × 1.
c. — *T. « ferox spinifer »*; MNHN, Herpétologie, × 1.
d. — *T. subplanus*; NHMW, 1871, × 1,5.
e. — *T. leithii*; jeune, BM 70-7-12-1, × 1,5.
f. — *T. cartilagineus*; MNHN, 1867-1, × 1.
g. — *T. leithii*; syntype, BM 47-3-6-7, × 1.
h. — *T. formosus*; BM 87-3-30-12, × 1,5.
i. — *T. formosus*; jeune, BM 87-3-30-20, × 2.

Source : MNHN, Paris

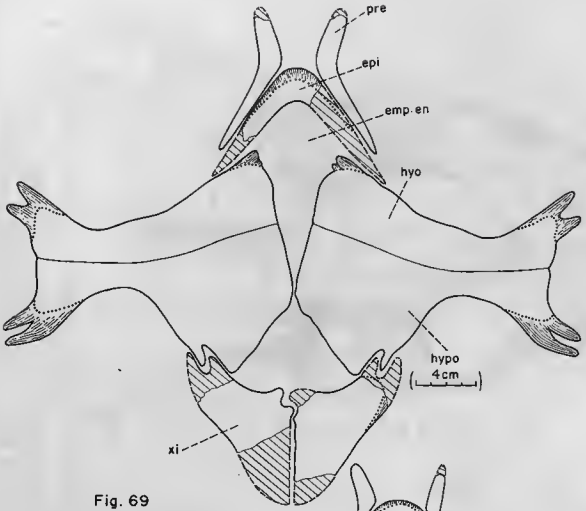



Fig. 69

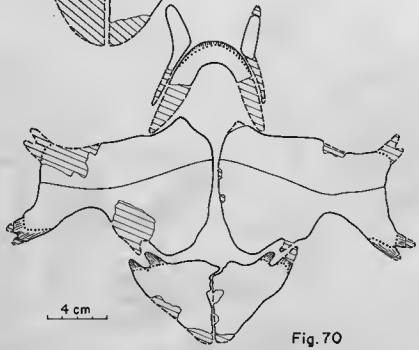



Fig. 70

Fig. 69. — *Trionyx* sp.; Mont-de-Berru (Cernay), Thanétien. Reconstitution du plastron à partir d'éléments du plastron de divers individus, dont l'hypoplastron, × 0,4; face ventrale.

D'après Williams et MacDowell, 1932 : *emp. en*, emplacement de l'entoplastron; *epi*, épiplastrons fusionnés (= entoplastron classique); *pré*, préplastron (= épiplastron classique); *hyo*, hyoplastron; *hypo*; hypoplastron; *xi*, xiphiplastron.

Fig. 70. — *Trionyx* sp.; Ecquelinnes, Sparnacien inférieur; IRScNB, 3667 (*Trionyx « henrici »*), × 0,4. Plastron, face ventrale.

Source : MNHN, Paris

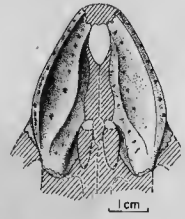



Fig. 71

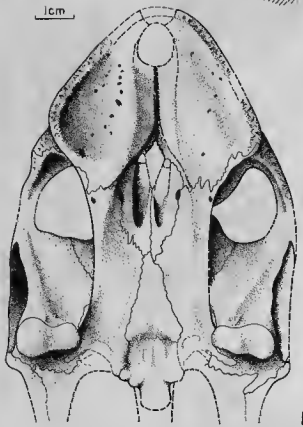



Fig. 72

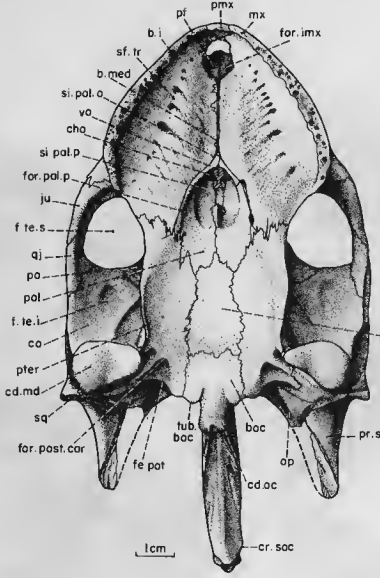



Fig. 73

Crâne de *Triouyx* fossiles de France, face ventrale.

Fig. 71. — *Triouyx* sp.; Mont-de-Berru, Thanétien. Reconstitution du palais à partir des spécimens BR 9071 et BR 9072 (coll. MNHN), × 1.

Fig. 72. — *Triouyx michauxi* n. sp.; Mancy, Cuisien; UM2, MCY 1, holotype, × 1.

Fig. 73. — *Triouyx stirlacus* Peters, 1855, Artenay, Burdigalien; MNHN, ART 101, × 1.

*b. i*, bord inférieur du bec; *b. med*, bord médian du bec; *boc*, basioccipital; *bs*, basisphénoïde; *ca*, carré; *cd. md*, *condylus mandibularis*; *cd. oc*, *condylus occipitalis*; *cho*, choane; *cr. soc*, *crista supraoccipitalis*; *fe. pot*, *fenestra postotico*; *for. imx*, foramen intermaxillaire; *for. pal. p*, *foramen palatinum posterius*; *for. post. car*, *foramen posterior canalis carotici interni*; *f. te. i*, *fossa temporalis inferior*; *f. te. s*, *fossa temporalis superior*; *ju*, jugal; *mx*, maxillaire; *op*, opisthotique; *pa*, pariétal; *pal*, palatin; *pf*, prefrontal; *pmx*, prémaxillaire; *pr. sq*, *processus squamosus*; *pter*, ptérygoïde; *qj*, quadratojugal; *sf. tr*, surface triturante; *si. pal. a*, sillon palatin antérieur; *si. pal. p*, sillon palatin postérieur; *sq*, squamosal; *tub. boc*, *tuberculum basioccipitale*; *vo*, vomer.

Source : MNHN, Paris

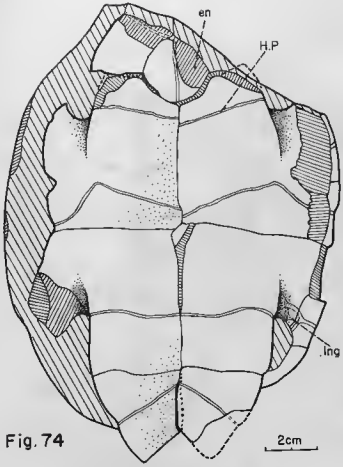



Fig. 74

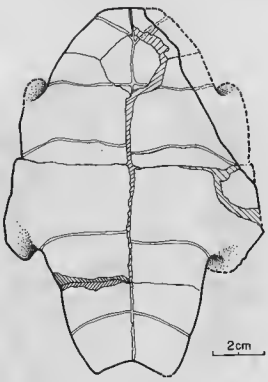
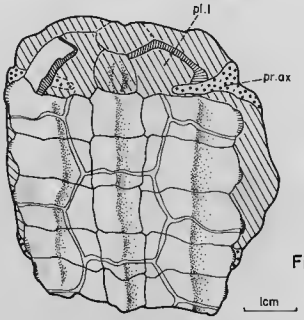
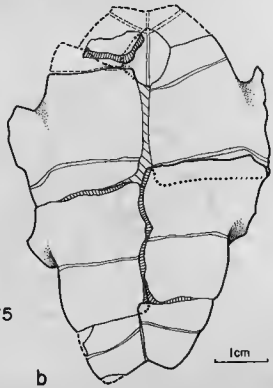



Fig. 76




a




b

Fig. 75

FIG. 74. — *Palaeochelys* sp.; Ancely-la-Livinière, Lutétien?; UL 1, 92836, × 1/3. Plastron, face ventrale.
*en*, entoplastron; *H. P.*, sillon Huméropectoral; *Ing*, écaille Inguinale.

FIG. 75 a et b. — *Palaeochelys* sp.; Egalayes, Lutétien; MNHN, EGY 10, × 4/3. Carapace dorsale et plastron, faces dorsale et ventrale, juvénile.
*pl. 1*, pleurale 1; *pr. ax*, processus axillaire.

FIG. 76. — *Palaeochelys laurenti* (Bergounioux, 1934); Marseille → Saint-Henri, Stampien; paratype, UAM1, × 2/3. Plastron, face ventrale.

Source : MNHN, Paris

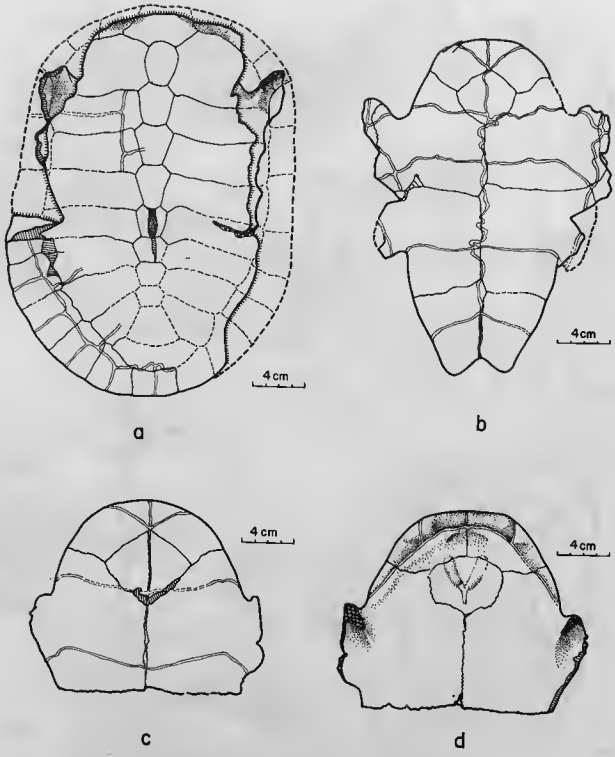



FIG. 77. — *Palaeochelys parisiensis* (Gray, 1831); Cypse de Paris, Ludien, coll. MNHN, × 1/3.
a et b. — Romainville; GY 11. Carapace dorsale, face dorsale et plastron, face ventrale.
c et d. — Noisy-le-Sec; GY 9. Demi-plastron antérieur, faces ventrale et dorsale.

Source : MNHN, Paris

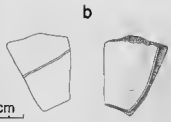



Fig. 78

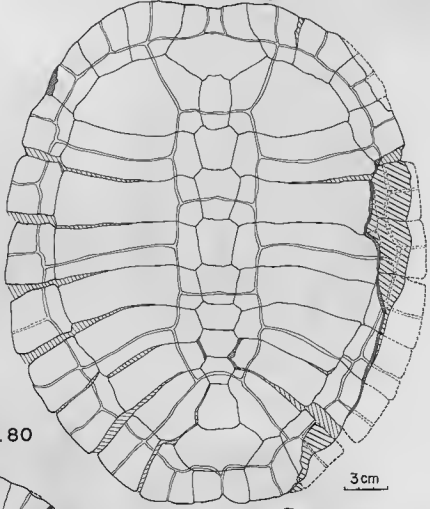
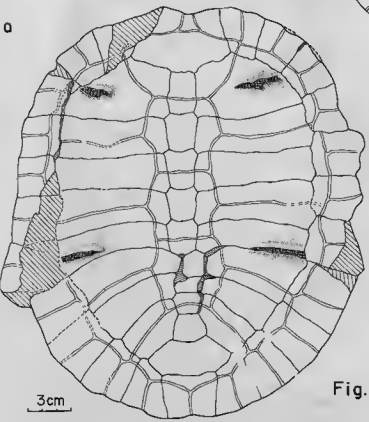



Fig. 80



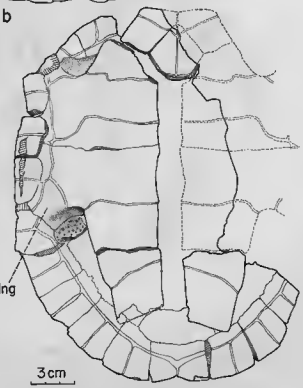



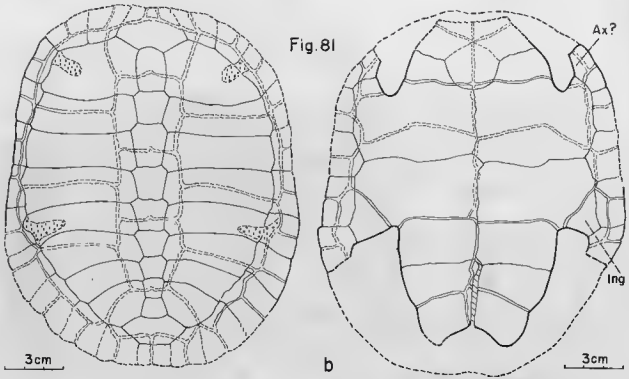

Fig. 79

FIG. 78. — *Palaeochelys* sp.; La Débruge (Lubéron); × 1/3.
a. — BM 26651 b. Entoplastron, face ventrale.
b. — BM 26651 m. Xiphiplastron, faces ventrale et dorsale.

FIG. 79. — *Palaeochelys valliersii* (Bergounioux, 1954); Montevialle, « Sannoisien »; IGPG, × 1/3.
a. — Holotype. Carapace dorsale, face dorsale.
b. — Paratype (holotype de « *Paralichelys complanata* » Bergounioux, 1954). Carapace, face ventrale.
*Ing*, écaille inguinale.

FIG. 80 — *Palaeochelys astrei* (Bergounioux, 1935); Armissan, Aquitanien; MHNT, holotype, × 1/3.
Carapace dorsale, face dorsale.

Source : MNHN, Paris



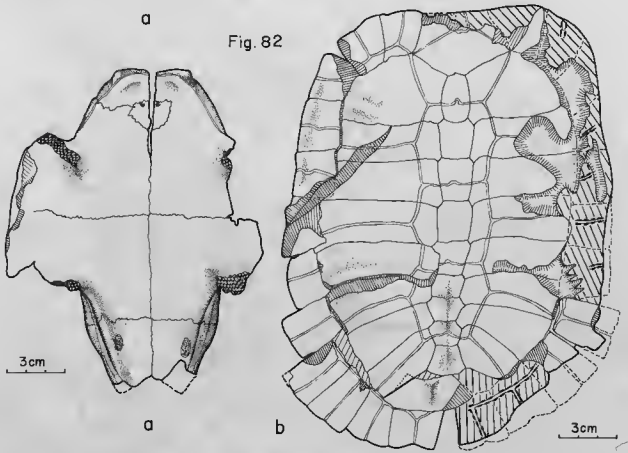




Fig. 81. — *Palaeochelys laurenti* (Bergounioux, 1934); Marseille — Saint-Henri, Stampien; coll. MHNM, lectotype.
a. — Reconstitution de la carapace dorsale, face dorsale, × 1/2 environ.
b. — Reconstitution du plastron et des ponts, face ventrale, × 1/2.
*Ax* ?, écaille Axillaire ? ; *Ing*, écaille Inguinale.

Fig. 82. — *Palaeochelys lachati* (Sauvage, 1873) = *P. manuascensis* (Bergounioux, 1934)?
a. — *P. manuascensis* ; Manosque, Stampien; coll. MHNM, holotype, × 1/2. Plastron, face dorsale.
b. — *P. lachati* ; Lignite du Bois d'Assot, Volx, près de Manosque ; Stampien; MNHN, coll. École des Mines, holotype, × 1/2. Carapace dorsale, face dorsale.

Source : MNHN, Paris

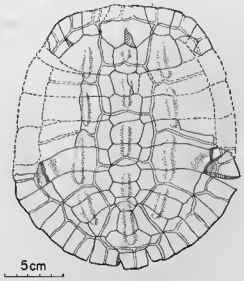



Fig. 83

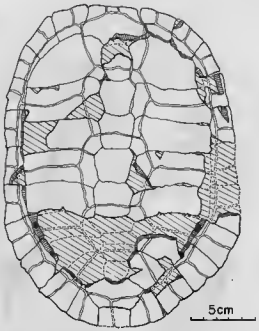



Fig. 84 a

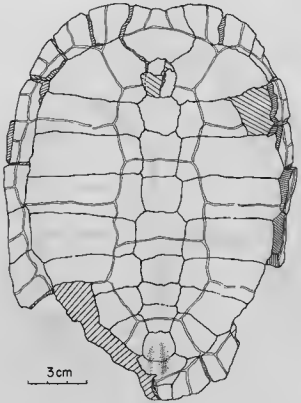



Fig. 85

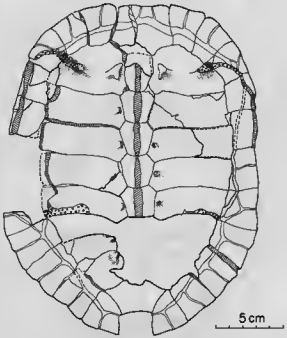



Fig. 84 b

Fig. 83. — *Mauremys massiliensis* (Bergounioux, 1936); Marseille — Saint-Henri, Stampien; UL 1 92838, holotype, × 0,3. Carapace dorsale, face dorsale.

Fig. 84 a et b. — *Mauremys pygolopha* (Peters, 1868); Artenay, Burdigalien; MNHN, ART 506, × 1/3. Carapace dorsale, faces dorsale et ventrale.

Fig. 85. — *Mauremys gaudryi* (Depéret, 1885); Briqueterie Chefdebien, Perpignan, Pliocène du Roussillon; UT, holotype de « *Paralichelys carinana* » Bergounioux, 1935, × 1/2. Carapace dorsale, face dorsale.

Source : MNHN, Paris

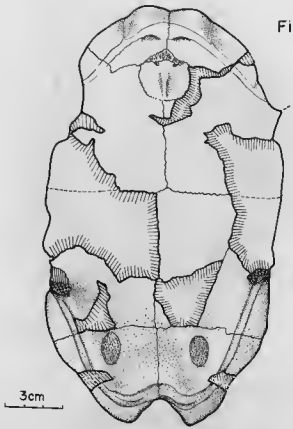



Fig. 86

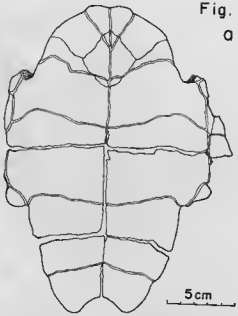



Fig. 87
a

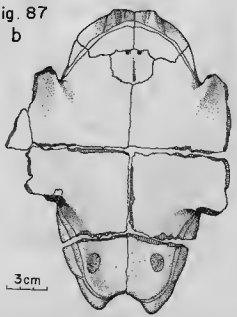



Fig. 87
b

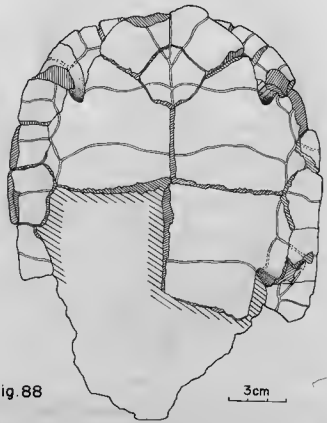



Fig. 88

Fig. 86. — *Maurenys massiliensis* (Bergounioux, 1936); Marseille — Saint-Henri, Stampien; UL 1 92838, holotype, × 1/2. Plastron, face dorsale.

Fig. 87 a et b. — *Maurenys pygolopha* (Peters, 1868); Artenay, Burdigalien; MNHN, ART 506. Plastron, faces ventrale et dorsale, × 1/3.

Fig. 88. — *Maurenys gaudryi* (Depéret, 1885) : Briqueterie Cheffdebien, Perpignan, Pliocène du Roussillon; UT, holotype de « *Paralichelys carinata* » Bergounioux, 1935, × 1/2. Carapace, face ventrale.

Source : MNHN, Paris

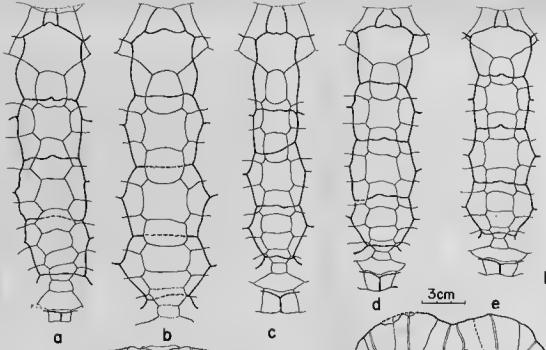



Fig. 89

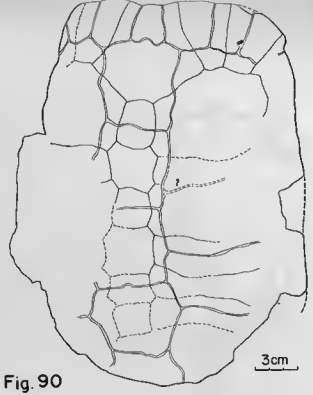



Fig. 90

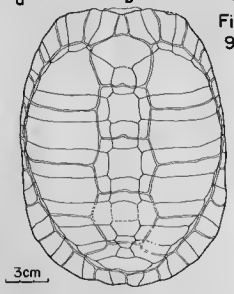



Fig. 92

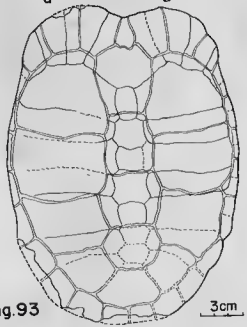



Fig. 93

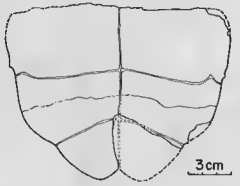



Fig. 91

Fig. 89. — *Ptychogaster emydoides* Pomel ; Stampien — Aquitanien, × 1/3. Variations morphologiques des écailles et des plaques de la partie médiane longitudinale de la carapace dorsale :
a. Caumat, UL 1 92847 ;
b. à e. Saint-Gérand-le-Puy, MNHN, SG 66, SG 59, SG 67 et SG 58.

Fig. 90. — *Ptychogaster emydoides* ; Venerque vers Grépiac, lit de l'Ariège, Stampien ; MHNT, coll. Noulet, paratype d' « *Emys grepiacensis* » Bergounioux, 1935, × 1/3. Carapace dorsale, face dorsale.

Fig. 91. — *Ptychogaster emydoides* ; Auterive, rive gauche de l'Ariège, Stampien ; MHNT, coll. Noulet (« *Emys subpyrenaica* Noulet »), × 1/3. Lobe postérieur du plastron, face ventrale.

Fig. 92. — *Ptychogaster emydoides*, Saint-Gérand-le-Puy ; MNHN, SG 58, × 1/3. Carapace dorsale, face dorsale.

Fig. 93. — *Ptychogaster emydoides* ; Gibel, près de Monestrol, Stampien ; MHNT, coll. Noulet, 1868, holotype de « *Clemmys subpyrenaica* » Bergounioux, 1935, × 1/3. Carapace dorsale, face dorsale.

Source : MNHN, Paris

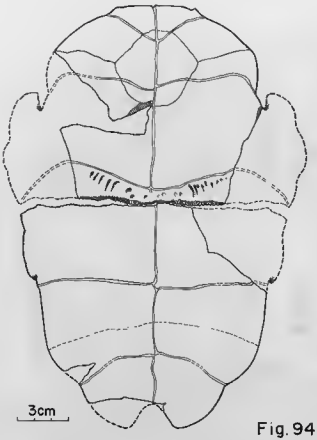



Fig. 94

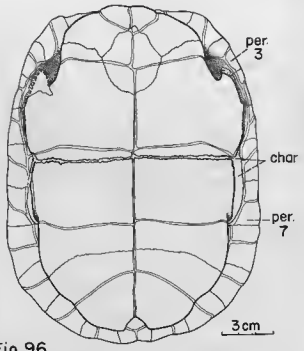
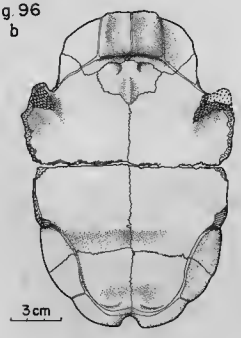



Fig. 96
a

Fig. 96
b



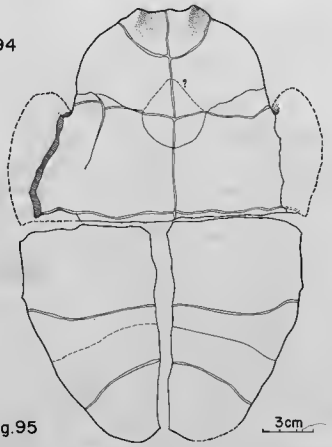




Fig. 95

Fig. 94. — *Ptychogaster laurae* (Förster et Becker, 1888); Boutersem (Hoogbutsel), Tongrien (Sannoisien); IRScNB, IG 18061, × 3/7. Plastron, face ventrale.

Fig. 95. — *Ptychogaster emydoides* Pomel; Venerque vers Crépiac, lit de l'Ariège, Stampien; MHNT, coll. Noulet, holotype d' « *Emys grepiacensis* » Bergounioux, 1935, × 3/7. Plastron, face ventrale.

Fig. 96 a et b. — *Ptychogaster emydoides*; Saint-Gérand-le-Puy, Aquitanien; MNHN, SG 58, × 3/7. Carapace, face ventrale et plastron, face dorsale.

*per. 3*, *per. 7*, périphériques 3 et 7; *char*, charnière hyo-hypoplastrale et latérale.

Source : MNHN, Paris

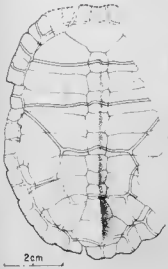



Fig. 101

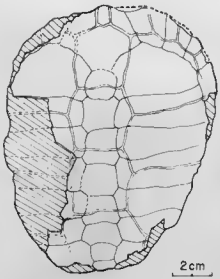



Fig. 97

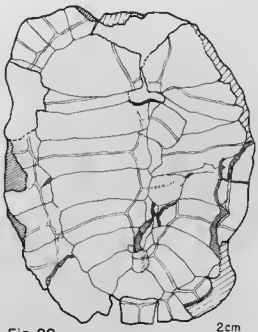
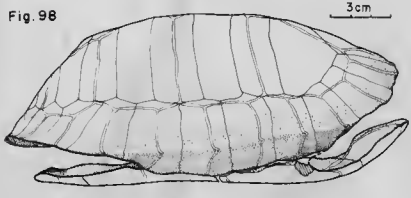



Fig. 99

Fig. 98



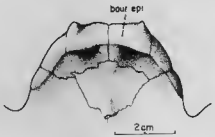




Fig. 100

*Ptychogaster* cf. *emydoides.*

Fig. 97. — Caignac, Stampien ; MHNT, roll. Noulet, 1845, holotype de « *Cleuuys aliberti* » Bergounioux, 1935, × 3/5. Carapace dorsale, face dorsale.

*Ptychogaster emydoides* Pomel ; Saint-Gérand-le-Puy, Aquitanien.

Fig. 98. — MNHN, SG 58, × 3/5. Carapace, face latérale droite.

*Ptychogaster* cf. « *sansaniensis* » (De Stefano, 1902).

Fig. 99. — Sansan, Helvétien ; MHNT, holotype d' « *Emys aquitaniensis* » Bergounioux, 1935, × 3/5. Carapace dorsale, face dorsale.

Fig. 100. — *Ptychogaster (Tenuiclemmys) batalleri* (Bergounioux, 1931).
La Grive Saint-Alban, Helvétien — Tortonien, MHNL, L Gr. 5163, × 0,9. Lobe antérieur du plastron, face dorsale.
*bour. epi*, bourrelet épiplastral interne.

Fig. 101. — *Clemmydopsis turnauensis* (H. von Meyer, 1847).
Sansan, Helvétien, MNHN, SA 1991, × 0,9. Carapace dorsale, face dorsale.

Source : MNHN, Paris

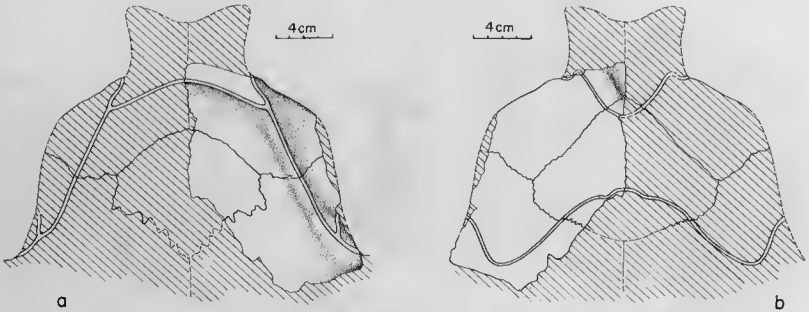



Fig. 102

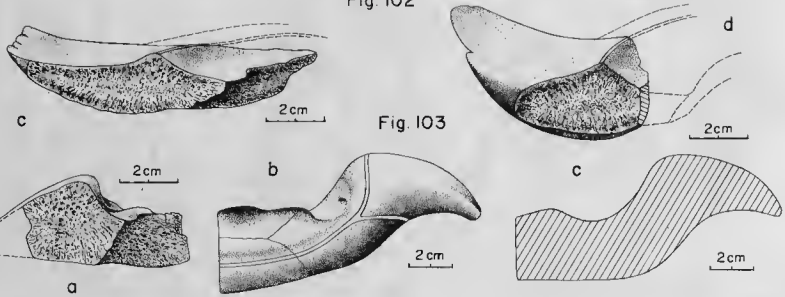



Fig. 103

Fig. 102. — *Hadrianus* sp.; coll. MNHN.

a, b. — Monthelon, Cuisien, MT 9248, × 3/8. Reconstitution du lobe antérieur du plastron, faces dorsale et ventrale.

c. — Cuis.?, Eocène inférieur; AL 9232, × 3/4. Symphyse épiplastrale droite.

d. — Grauves, Cuisien; GR 9312, × 3/4. Symphyse épiplastrale droite.

Fig. 103. — *Cheirogaster* sp.; coll. MNHN.

a. — Gypse de Montmartre, Lutien; GY 5, × 3/4. Symphyse épiplastrale droite.

b, c. — Vauche, Oligocène; VAU 1, × 9/16. Lobe antérieur du plastron, vue latérale droite et profil de la symphyse épiplastrale.

Source : MNHN, Paris

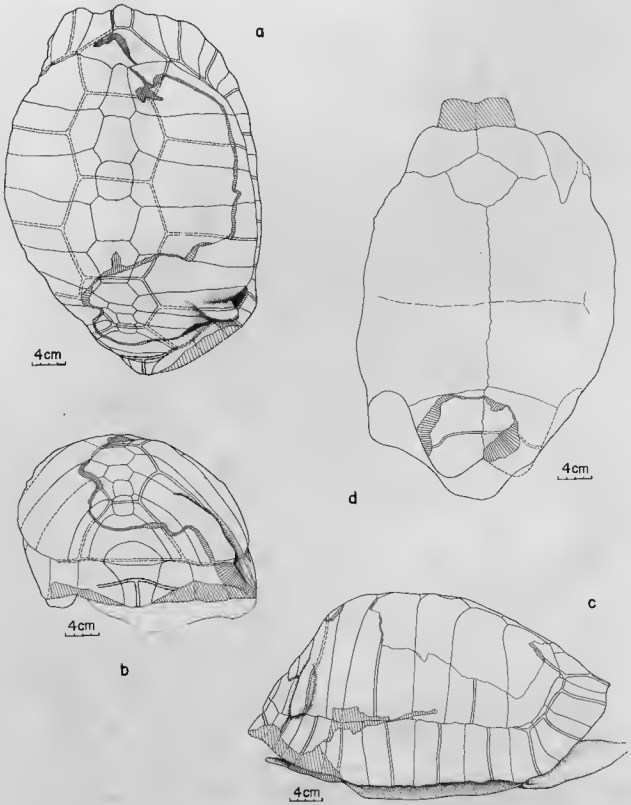



FIG. 104. — *Hadrianus castrensis* (Bergounioux, 1935) ; environs de Castres, Bartonien ; MNHN, CAT 1, × 0,21.
a, b, c. — Carapace dorsale, vues dorsale, postérieure et latérale droite.
d. — Plastron, face ventrale.

Source : MNHN, Paris

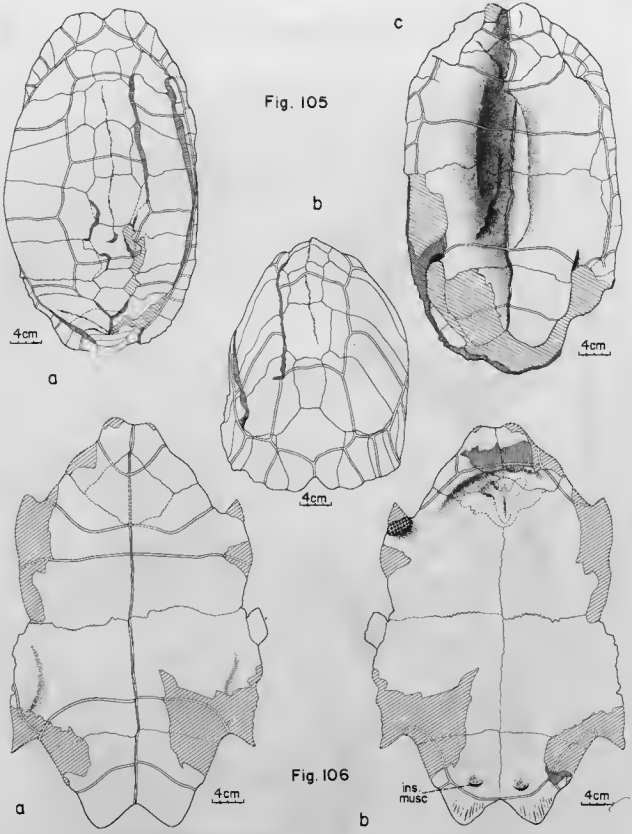
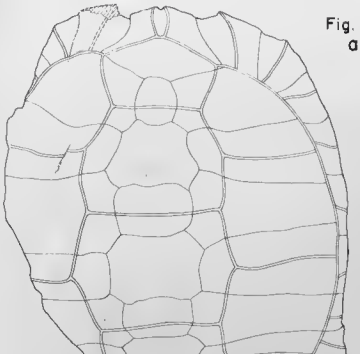
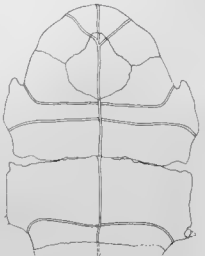


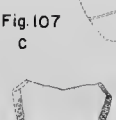

Fig. 105. — *Cheirogaster maurini* Bergounioux, 1935 ; Falaise de Baby, Ludien ; Musée de Libourne, holotype, × 0,2.
a, b. — Carapace dorsale, vues dorsale et antérieure.
c. — Carapace, face ventrale, montrant la compression latérale du plastron.

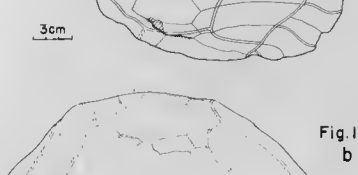
Fig. 106. — *Cheirogaster* sp. ; Marseille-Séon-Saint-André, Stampien ; UL 1, 92845, × 1,5. Plastron.
a, b. — Faces ventrale et dorsale.
*ins. musc*, crête d'insertion musculaire.

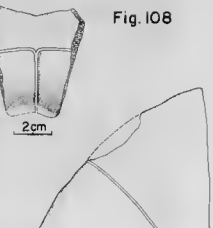
Source : MNHN, Paris



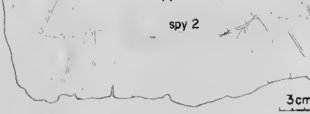




Fig. 110

Fig. 107. — *Ergilemys bruneti* n. sp.; La Milloque, Stampien supérieur; UP, LM 1966.
a, b. — R. 10, holotype, × 1/3. Carapace dorsale, vues dorsale et postérieure.
c. — R. 11, paratype, × 1/4. Plastron, face ventrale; les xiphiplastrons reconstitués à partir du spécimen LM. 1966. R. 9.

Fig. 108. — *Ergilemys* sp., forme à charnière; Coderet, Stampien supérieur: × 1/2. Pygale, face ventrale montrant le mamelon de la séparation interne de l'écaille Marginale 11 supracaudale.

Fig. 109 a, b. — *Ergilemys* sp.; Saint-Gérand-le-Puy, Aquitanien; MNHN, SG 304, × 1/2. Épiplastron droit, face ventrale et vue de la symphyse épiplastrale.

Fig. 110. — Geochelonine indéterminé; Saint-Gérand-le-Puy, Aquitanien; MNHN, SG 302, × 0,2 environ. Fragment antérieur droit de la carapace dorsale, face dorsale, montrant l'absence de Cervicale et la non-coïncidence des sillons et des sutures sur les périphériques antérieures.

Source : MNHN, Paris

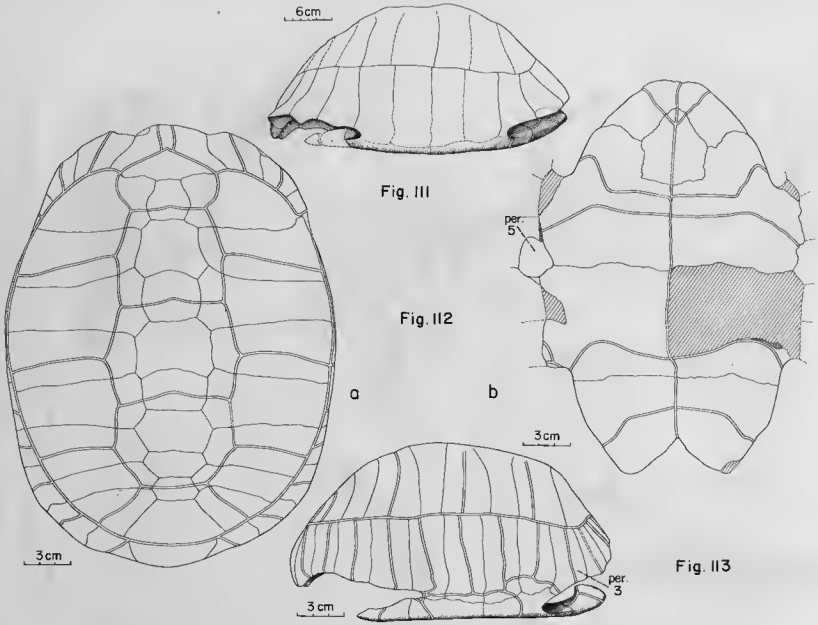



Fig. 111. — *Testudo promarginata* Reinach, 1900; Savigné-sur-Lathan, Faluns savignéens, Miocène, probablement Burdigalien ancien; collection Quétin, × 1,5. Reconstitution de la carapace en vue latérale droite montrant le redressement de la bordure périphérique postérieure.

Fig. 112. — *Testudo promarginata*; Neuville-aux-Bois, Burdigalien; MNHN, NEU 54 (« *Testudo noviacensis* Nouël »), × 2/5.
a. — Carapace dorsale, face dorsale.
b. — Plastron, face ventrale.
*per. 5*, fragment ventral de la périphérique 5 droite.

Fig. 113. — *Testudo canetotiana* Lartet, 1851; Sansan, Helvétien; MNHN, SA 1673, × 2/5. Carapace en vue latérale droite montrant la courbure vers le bas de la bordure périphérique postérieure.
*per. 3*, périphérique 3.

Source : MNHN, Paris

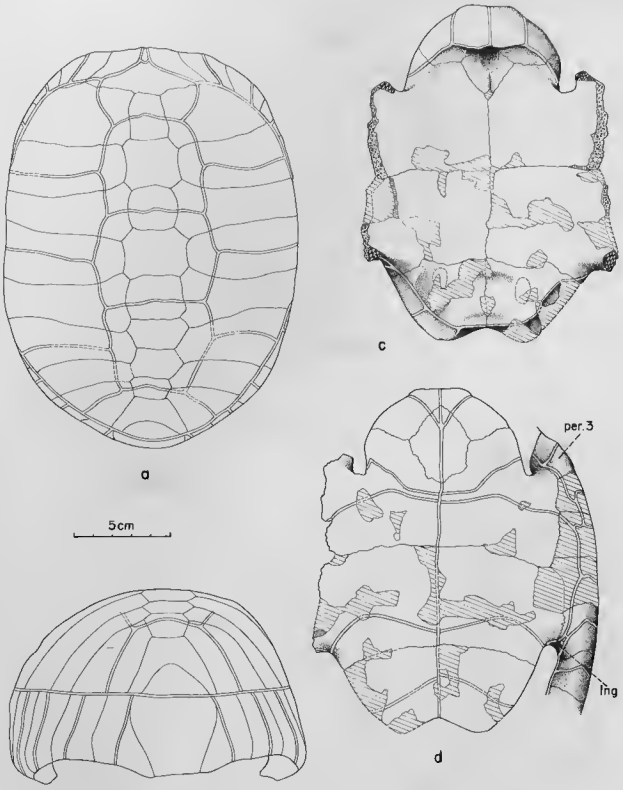



FIG. 114. — *Testudo canetotiana* Lartet, 1851 ; Sansan, Helvétien ; MNHN, SA 1673, × 1/2.

a. — Carapace dorsale, face dorsale.

b. — Carapace dorsale, vue postérieure.

c. — Plastron, face dorsale.

d. — Plastron, face ventrale, avec reconstitution de la région du pont gauche, d'après les restes des deux côtés.

*Ing*, écaille inguinale ; *per. 3*, périphérique 3.

Source : MNHN, Paris

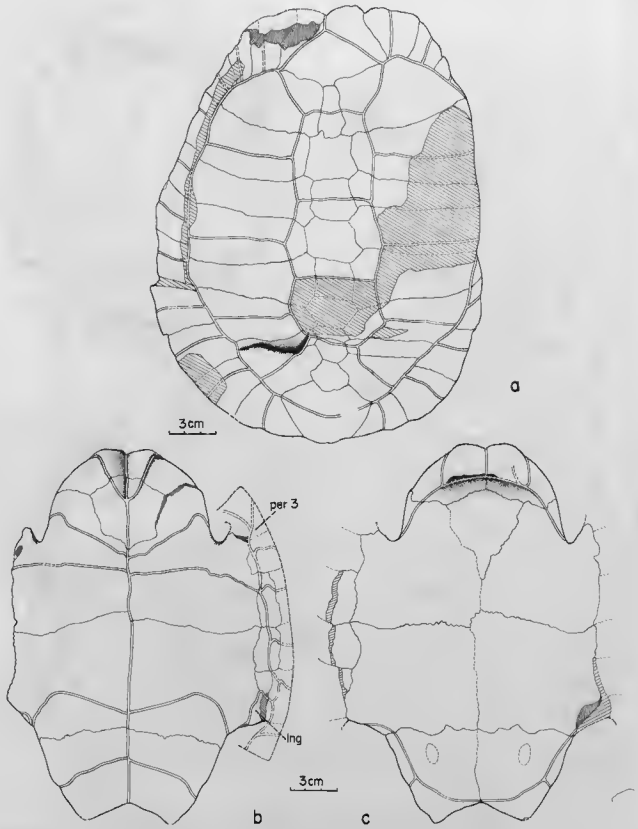



Fig. 115. — *Testudo pyrenaica* Depéret, 1885; Perpignan, Pliocène du Roussillon; UL 1 92863, × 2/3.

a. — Carapace dorsale, face dorsale, montrant l'absence de Cervicale.

b. — Plastron, face ventrale, avec reconstitution de la région du pont gauche, d'après les restes des deux côtés.

c. — Plastron, face dorsale.

Source : MNHN, Paris

# PLANCHES

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

## PLANCHE 1

*Polysternon provinciale* (Matheron, 1869) ; Bassin de Fuveau, Crétacé supérieur, Fuvélien. MHNM.

Fig. 1. — « *Elochelys major* » Nopcsa, 1931, « Valdonne », × 0,16. Carapace avec plastron, face ventrale.

Fig. 2. — Coll. Comte de Gérin-Ricard, « Valdonne », fig. Nopcsa 1931, p. 229, × 1/3. Fragment de plastron, face dorsale. *i. isch*, insertion de l'ischion ; *i. pub*, insertion du pubis ; *pr. ing*, base du processus inguinal.

Fig. 3. — Coll. Matheron, lectotype, Matheron, 1868-69, p. 783, Lignite de la Grande Mène, à Fuveau.

a. Fragment antérieur droit de la carapace dorsale, face dorsale, × 1/3.

b. Détail du précédent, × 0,6.

*Neochelys eocaenica* (De Stefano, 1902) ; La Livinière, Lutétien.

Fig. 4. — UL 1, 92870, × 1/3. Demi-plastron antérieur partiel, face dorsale.

? *Neochelys montolivensis* (Roman 1897) ; Lignites de Montoulieu, Oligocène, Stampien probable.

Fig. 5. — UL 1, holotype, × 1/3. Lobe postérieur du plastron, face dorsale (UL 1 92839).

Pélomedusidé indéterminé ; Fons 0, Crétacé supérieur.

Fig. 6. — UM 2, × 1/3. Xiphiplastron droit, face dorsale.

*Neochelys eocaenica* ; Languedoc (Hérault ?), Eocène supérieur.

Fig. 7. — UM 2, coll. Christol 1865 (« *Emys* sp. »), × 1/3.

*Taphrosphys* sp. ; Avesa, Lutétien.

Fig. 8. — MCSN, V. 2386, × 1/3. Fragment antérieur médian de carapace dorsale, la partie antérieure en moulage interne de la face dorsale et la partie postérieure en face ventrale chevauchant la précédente.

*M1*, Marginale 1 ; *n1*, moulage de la partie antérieure de la neurale 1 apparaissant sous le moulage de la neurale 2 et sous la pleurale 2 gauche ; *nu*, nuchale ; *V1*, Vertébrale 1.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

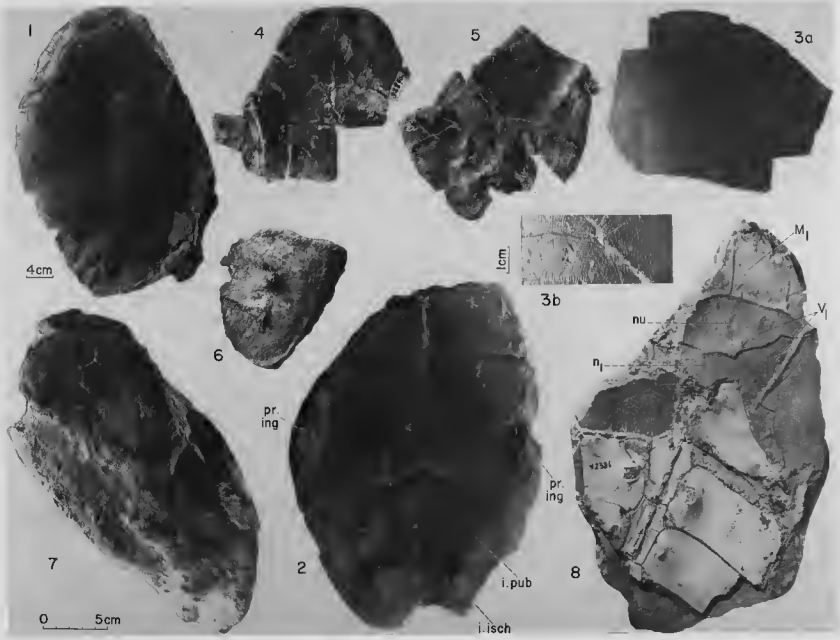



PLANCHE I

Source : MNHN, Paris

## PLANCHE II

*Neochelys arenarum* n. sp. ; Rians, Sparnacien ; MNHN, série type.

Fig. 1 et 2. — RI 6, × 1,5. Crâne, faces dorsale et ventrale.

Fig. 3. — RI 22, RI 21 et RI 20, × 1/2. Membre antérieur droit, face dorsale.

Fig. 4, 5 et 6. — RI 40, × 1. Fragments antérieur et postérieur droits d'une mandibule sectionnée, faces dorsales, et fragment postérieur, face médiale.

Fig. 7. — RI 42, × 1. Fragment symphysaire de mandibule, face dorsale.

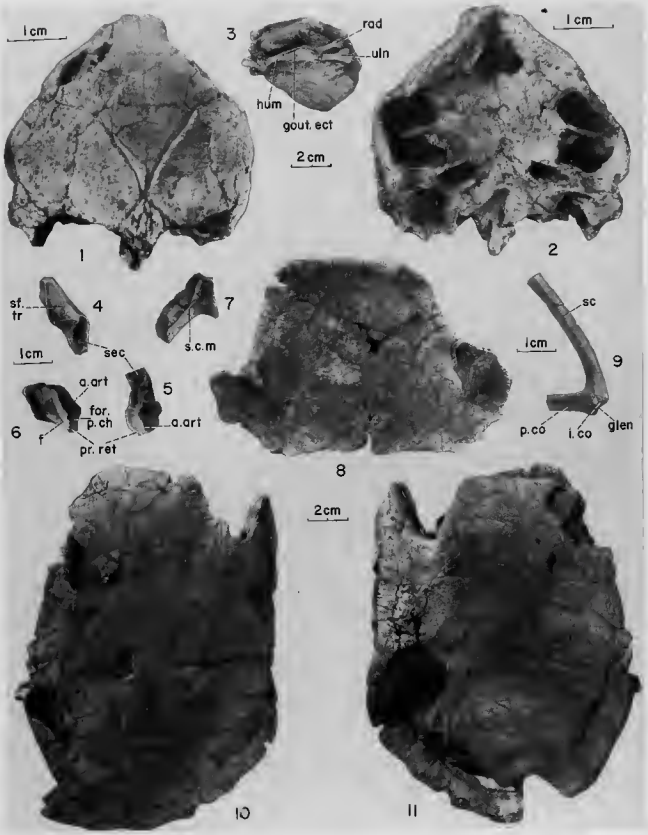
Fig. 8. — RI 24, × 1/2. Demi-plastron antérieur, face dorsale.

Fig. 9. — RI 23, × 1. Scapulo-procoracoïde partiel, vue postéreure.

Fig. 10 et 11. — RI 45, holotype, × 1/2. Carapace, faces dorsale et ventrale.

*a. art*, *area articularis mandibularis* ; *f*, fossette sous-articulaire ; *for. p. ch*, *foramen posterius chordæ tympani* ; *glen*, cavité glénoïde ; *gout. ect*, gouttière ectépicondylaire ; *hum*, humérus ; *i. co*, facette d'insertion du coracoïde ; *p. co*, procoracoïde ; *pr. ret*, *processus retroarticularis* ; *rad*, radius ; *sc*, scapula ; *s. c. m*, *sulcus cartilaginis meckelii* ; *sec*, sections non jointives des deux fragments de mandibule ; *sf. tr*, surface triturante ; *ul*, ulna.

Source : MNHN, Paris




Source : MNHN, Paris

PLANCHE III

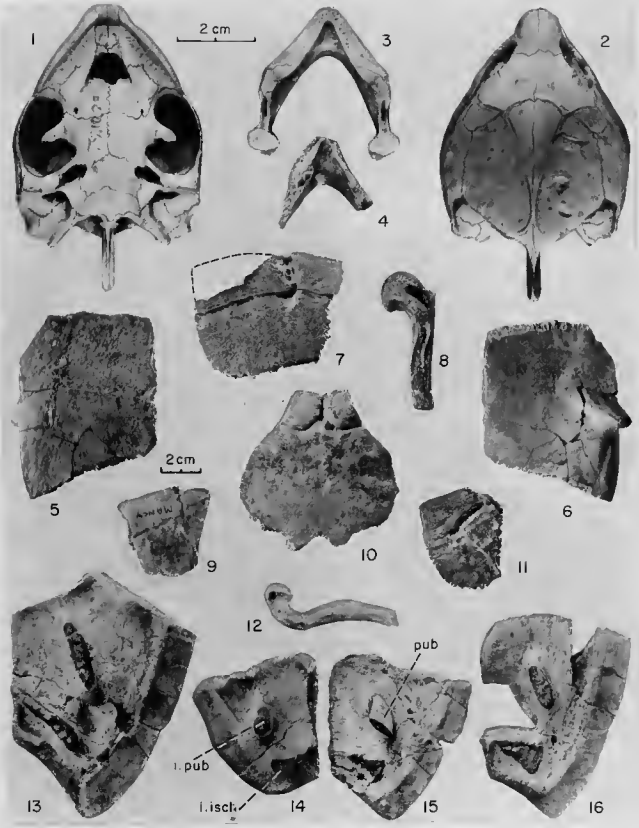
*Erymnochelys madagascariensis* (Grandidier, 1867); Madagascar, Betsileo, actuel; BM 79.10.29.2, × 1.
Fig. 1, 2 et 3. — Crâne et mandibule, faces ventrale et dorsale.

*Neochelys* sp.; Avenay, Sparnacien; MNHN, AV 9177, × 1.
Fig. 4. — Fragment symphysaire de mandibule, face dorsale.

*Neochelys* cf. *eocaenica* (De Stefano, 1902); Sables à Unios et Térédines, Cuisien; MNHN.
Fig. 5 et 6. — Mancy, MA 9257, × 1/2. Hypoplastron droit partiel, faces ventrale et dorsale.
Fig. 7. — Grauves, GR 9192, × 1. Périphérique 2 gauche, face dorsale.
Fig. 8. — Grauves, GR 9289, × 1. Fémur droit partiel, face antérieure.
Fig. 9. — Mancy, MA 9261, × 1/2. Périphérique 1 gauche partielle, face dorsale.
Fig. 10. — Grauves, GR 9193, × 1. Nuchale, face dorsale.
Fig. 11. — Grauves, GR 9191, × 1. Périphérique 1 gauche partielle, face dorsale.

*Neochelys arenarum* n. sp.; Rians, Sparnacien; MNHN, série type.
Fig. 12. — RI 39, × 1. Humérus droit partiel, face postérieure.
Fig. 13, 14, 15, 16. — RI 37, RI 36, RI 35, RI 38. Xiphiplastrons, faces dorsales.
*i. pub*, insertion du pubis; *i. isch*, insertion de l'ischion; *pub*, fragment de pubis.

Source : MNHN, Paris




Source : MNHN, Paris

## PLANCHE IV

*Neochelys capellinii* (De Zigno, 1889) ; Monte-Bolca, Valleco, Eocène ; MCSN, V 2352, × 0,21.
FIG. 1 et 2. — Carapace, faces ventrale et dorsale.

*Peltocephalus dumerilianus* (Schweigger, 1812) ; Amérique du Sud, actuel ; MCZH, × 0,42.
FIG. 3 et 4. — Crâne, faces ventrale et dorsale.

? *Neochelys* sp. ; Grauves, Cuisien ; MNHN, × 0,42.
FIG. 5 et 6. — GR 9203 et GR 9188. Neurale et pleurale droite, faces dorsales.

*Neochelys* cf. *eocaenica* (De Stefano, 1902) ; Grauves, Cuisien ; coll. Poirier.
FIG. 7 et 8. — Hypo-xiphiplastron, faces ventrale et dorsale.
*emp. meso*, emplacement du mésoplastron ; *i. isch*, insertion de l'ischion ; *i. pub*, insertion du pubis.

*Taphrosphys ambiguus* (Gaudry, 1890) ; Mont-Aimé, Montien ; MNHN, MTA 1, holotype, × 0,21.
FIG. 9. — Face dorsale.
FIG. 10. — Face ventrale.
FIG. 10b. — Détail de la précédente.

Source : MNHN, Paris

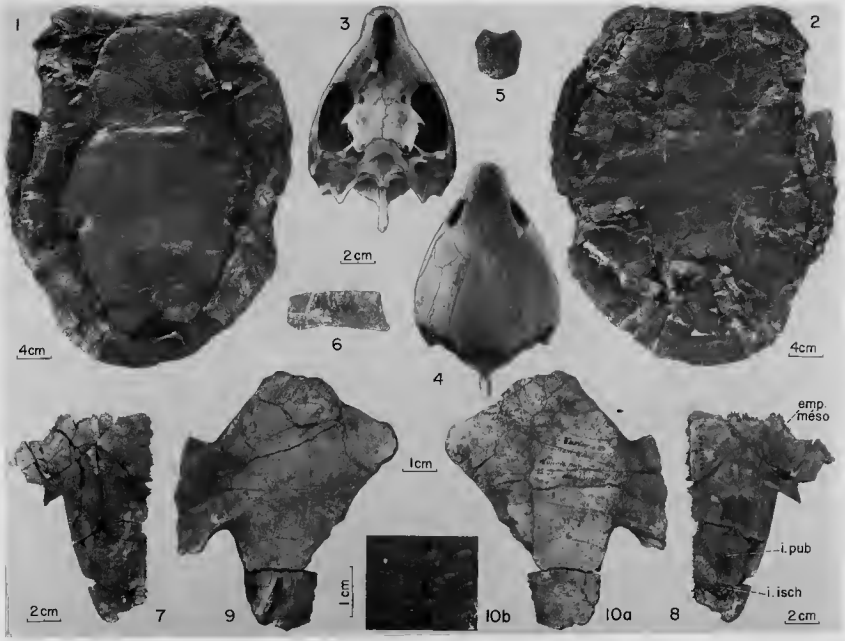



PLANCHE IV

Source : MNHN, Paris

## PLANCHE V

*Neochelys* cf. *eocaenica* (De Stefano, 1902), Argenton-sur-Creuse, Lutétien ; MNHN, AG 162, × 1/2.

Fig. 1 et 2. — Lobe antérieur du plastron partiel, faces ventrale et dorsale.

*Neochelys* cf. *eocaenica* ; Sables à Unios et Térédines, Cuisien.

Fig. 3 et 4. — Cuis, MNHN, AL 9204, × 1/2. Xiphiplastron droit, faces ventrale et dorsale.

Fig. 5. — MNHN, GR 9190, × 1/2. Xiphiplastron gauche, face dorsale.

Fig. 6. — Grauves, MNHN, GR 9288, × 1/2. Fragment de bassin droit, face latérale.

Fig. 7 et 8. — « Epernay », IGT, × 1/2. Entoplastron, faces ventrale et dorsale.

Fig. 9. — Chavot. Coll. Leconte et Méniel, × 0,4. Épiplastrons et entoplastrons, face ventrale.

*Neochelys arenarum* n. sp. ; Rians, Sparnacien ; MNHN, RI 45, holotype, × 3/4.

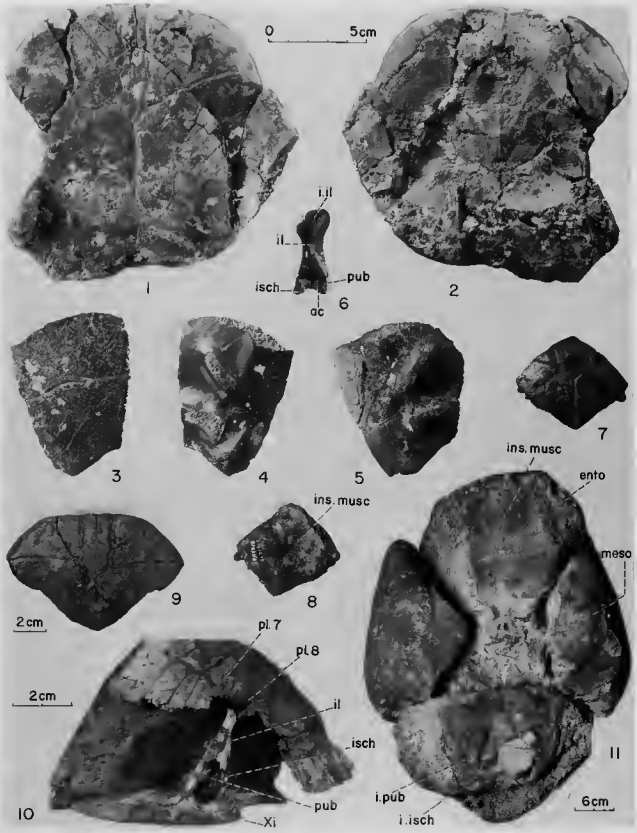
Fig. 10. — Partie postérieure de la carapace montrant le demi-bassin gauche en place, vue latéro-postérieure gauche.

? *Neochelys* sp. ; Paléogène du Bassin d'Aquitaine ; MHNB, « *Clemmys chaineï* » Bergounioux 1935, × 0,16.

Fig. 11. — Moulage interne du plastron.

*ac*, *acetabulum* ; *ento*, entoplastron ; *i. il*, suture d'insertion de l'ilion sur la carapace ; *i. isch*, emplacement de l'insertion de l'ischion ; *il*, ilion ; *ins. musc*, insertion musculaire ; *i. pub*, emplacement de l'insertion du pubis ; *meso*, mésoplastron ; *pl. 7*, *pl. 8*, pleurales 7 et 8 ; *pub*, pubis ; *xi*, xiphiplastron.

Source : MNHN, Paris




Source : MNHN, Paris

## PLANCHE VI

Trionychidae actuels.

FIG. 1. — *Cycloderma aubryi* ; MNHN, 1889-384, × 3/5. Bassin, vue dorsale.
*ep*, épipubis.

FIG. 2. — *Trionyx triunguis* ; MNHN, 1887-837, × 3/5. Bassin, vue dorsale.
*ac*, acetabulum ; *c. pub*, corps du pubis ; *cr. med*, *crista media* ; *fe. pub. isch*, fenêtre puboischiatique ; *il*, ilion ; *isch*, ischion ; *pr. lat*, processus latéral ; *pr. med*, processus médian ; *sp. isch*, *spina ischiadica*.

FIG. 3. — *Trionyx triunguis* ; MNHN, 1887-837, × 3/5. Bassin, vue latérale droite.

FIG. 4. — *Cycloderma aubryi* ; MNHN, 1889-384, × 3/5. Bassin, vue latérale droite.
*il*, ilion.

FIG. 5. — *Trionyx triunguis* ; MNHN, 1887-837, × 3/5. Ceinture scapulaire, montrant la largeur du coracoïde et sa longueur, supérieure à celle de la scapula.
a. vue ventrale gauche, la cavité glénoïde étant dirigée vers l'avant.
b. vue antéro-ventrale droite, la scapula étant posée à plat et la cavité glénoïde dirigée vers la gauche.

FIG. 6. — *Cycloderma aubryi* ; MNHN, 1889-384, × 3/5. Ceinture scapulaire montrant l'étroitesse du coracoïde et sa longueur, inférieure à celle de la scapula, additionnée de la partie connexe du coracoïde.
a, b, même disposition que sur la figure précédente ; comparer les 2 ceintures.
*co*, coracoïde, *p. co*, procoracoïde ; *sc*, scapula.

Source : MNHN, Paris

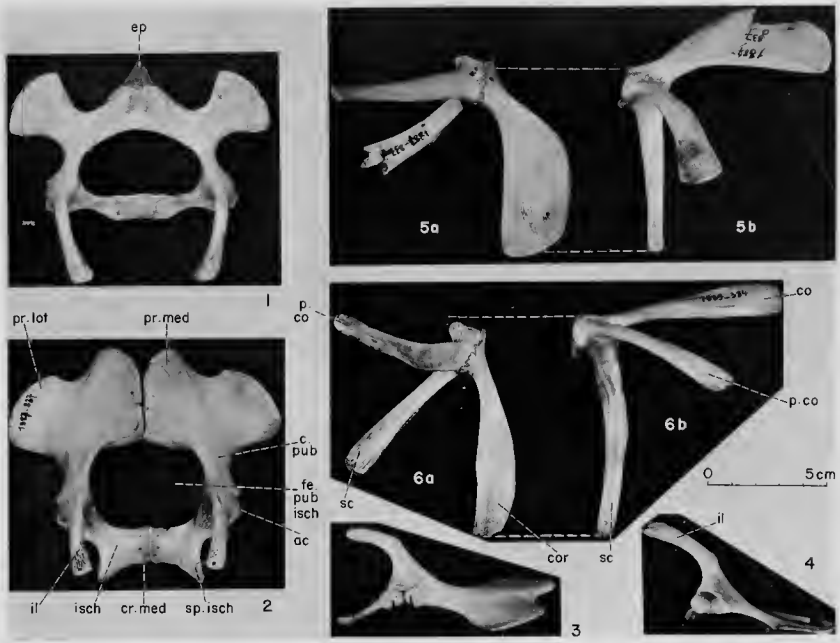



PLANCHE VI

Source : MNHN, Paris

## PLANCHE VII

FIG. 1 et 2. — *Trionyx ferox ferox* ; Floride (USA), actuel ; AMNH 57381 et 57382, × 1. Crâne et mandibule, faces dorsales.

FIG. 3 et 4. — *Trionyx triunguis* ; Afrique, actuel ; MNHN, 1972-79, × 1. Crâne et dentaires, faces dorsales.

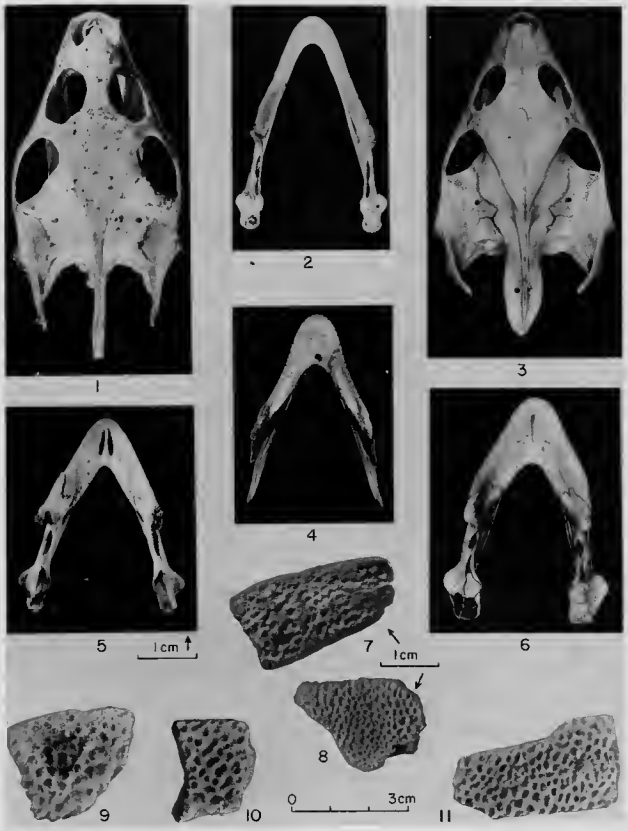
FIG. 5. — *Trionyx formosus* ; Pégu (Birmanie), actuel ; BM 1887-3-30-12, × 1,5. Mandibule, face dorsale.

FIG. 6. — *Trionyx hurum* ; Inde (Bengale), actuel ; BM 1868-2-12-5, × 1. Mandibule, vue dorsale.

FIG. 7 et 8. — Trionychoïdé primitif ; Timimoun (Algérie), Crétacé inférieur ; MNHN, × 1,5. Plaque périphérique antérieure et fragment de pleurale, face dorsale.

FIG. 9, 10 et 11. — Trionychoïdé primitif ; Gara Samani (Algérie), Crétacé inférieur (Albien) ; MNHN, × 1. Plaque périphérique 1 et fragments de pleurales, face dorsale.

Source : MNHN, Paris



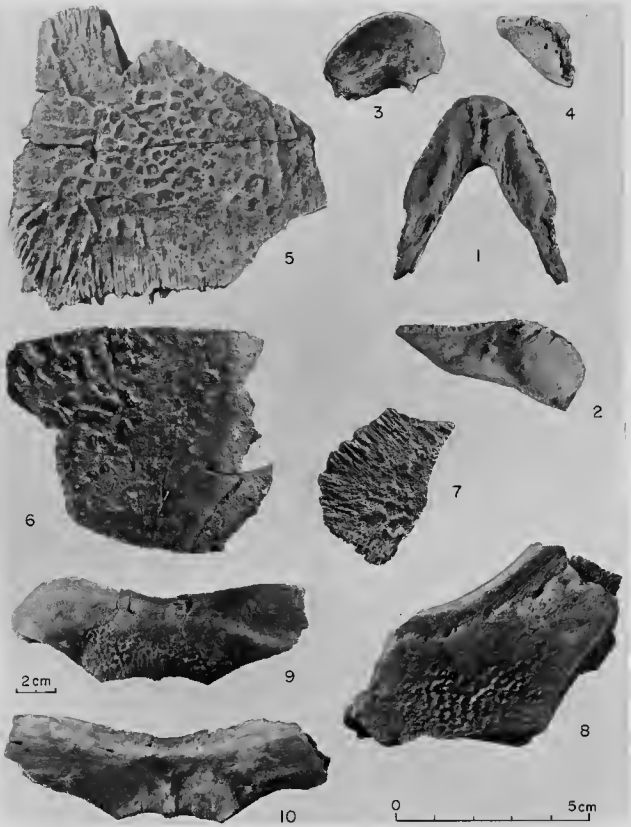

Source : MNHN, Paris

## PLANCHE VIII

*Trionyx* sp. ; Mont-de-Berru (Cernay), Thanétien ; MNHN, BR 9059, × 1. Dentaires.
Fig. 1. — Face dorsale.
Fig. 2. — Face latérale gauche.

*Palaeotrionyx vittatus* (Pomel) ; Avenay (AV) et Mutigny (MU), Sparnacien ; MNHN.
Fig. 3 et 4. — AV 9210, × 1. Fragment symphysaire de mandibule, faces dorsale et latérale gauche.
Fig. 5. — AV 9179, × 1. Fragment médial de pleurale, face dorsale.
Fig. 6. — AV 9178, × 1. Fragment latéral de pleurale, face dorsale.
Fig. 7. — MU 9157, × 1. Fragment médial de pleurale, face dorsale.
Fig. 8. — MU 9326, × 1. Fragment latéral d'hyoplastron gauche, face dorsale.
Fig. 9 et 10. — MU 9328, × 1/2. Fragment de nuchale, faces dorsale et ventrale.

Source : MNHN, Paris




Source : MNHN, Paris

PLANCHE IX

Fig. 1. — *Trionyx bruxelliensis* Winkler; Bruxelles, Bruxellien (Lutétien); IRScNB, holotype, × 1/4 environ. Carapace dorsale, face dorsale.

Fig. 2. — *Palaeotrionyx vittatus* (Pomel); Erquelinnes (Grand Reug), Sparnacien inférieur; IRScNB, × 1/9. Carapace dorsale, face ventrale.
*font*, fontanelle.

Fig. 3. — *Trionyx* sp.; Erquelinnes, Sparnacien inférieur; IRScNB, n° 1630 (*Trionyx « henrici »*), × 1/3. Carapace dorsale, face dorsale.

Fig. 4. — *Trionyx* sp.; La Milloque, Stampien supérieur; UP, LM 1966-R-20, × 1. Carapace dorsale partielle, face dorsale.

Fig. 5. — *Trionyx* sp.; Erquelinnes, Sparnacien inférieur; IRScNB, n° 3667 (*Trionyx « henrici »*). Plastron, face ventrale.

Source : MNHN, Paris

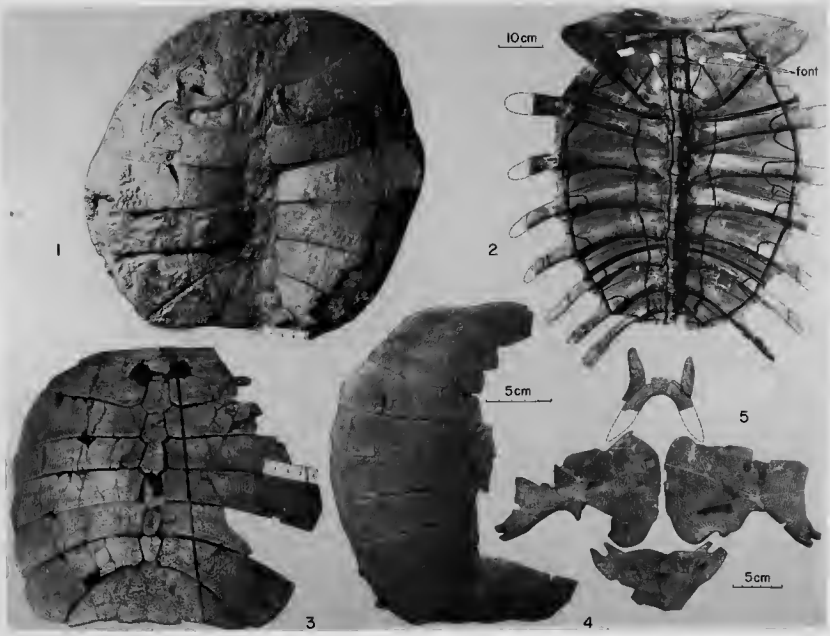



PLANCHE IX

Source : MNHN, Paris

## PLANCHE X

Fig. 1 et 2. — *Trionyx* sp.; Mont-de-Berru (Cernay), Thanétien; MNHN, BR 9030 et BR 9058, × 3/7. Parties antérieure et postérieure de carapaces dorsales, faces dorsales.

Fig. 3. — *Trionyx* sp.; Avenay, Sparnacien; MNHN, AV 9182, × 3/7. Fragment latéral de pleurale, face dorsale.

Fig. 4. — *Trionyx* sp. (*T. michauxi?*); Grauves, Cuisien; MNHN, GR 9302, × 3/7. Neurale, face dorsale.

Fig. 5. — *Trionyx* sp. (*T. michausi?*); Grauves, Cuisien; MNHN, GR 9307, × 3/7. Fragment médial de pleurale gauche postérieure, face dorsale.

Fig. 6. — *Trionyx* sp.; Avenay, Sparnacien; MNHN, AV 9173, × 3/7. Neurale, face dorsale.

Fig. 7. — *Trionyx* sp.; Mutigny, Sparnacien; MNHN, MU 9153, × 3/7. Fragment médial de pleurale, face dorsale.

Fig. 8. — *Trionyx* sp.; Cuis, Cuisien; MNHN, AL 9958, × 3/7. Fragment de pleurale, face dorsale.

Fig. 9. — *Trionyx* sp. (*T. michausi?*); Cuise-Lamothe, Cuisien; IRScNB, × 3/7. Fragment de pleurale, face dorsale.

Fig. 10. — *Trionyx* sp.; Mont-de-Berru (Cernay), Thanétien; MNHN, BR 9044; × 3/7. Fragment de xiphiplastron gauche, face ventrale.

Fig. 11. — *Trionyx* sp.; Avenay, MNHN, AV 9174, × 3/7. Neurale, face dorsale.

Fig. 12. — *Trionyx* sp. (*T. michauxi?*); Grauves, Cuisien; MNHN, GR 9303, × 3/7. Fragment latéral de pleurale, face dorsale.

Fig. 13, 14 et 15. — *Trionyx* sp.; Mont-de-Berru (Cernay), Thanétien; MNHN, BR 9047, BR 9046 et BR 9045, × 3/7. Épiplastrons droit et gauche et entoplastron, faces ventrales.

Fig. 16. — *Trionyx* sp.; Avenay, Sparnacien; MNHN, AV 9168, × 3/7. Fragment latéral d'hypoplastron droit, face ventrale.

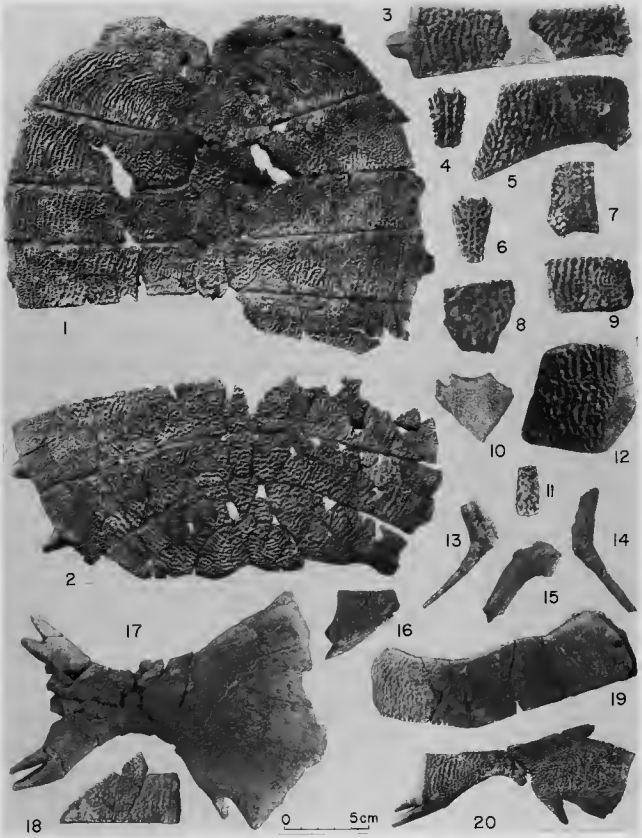
Fig. 17. — *Trionyx* sp.; Mont-de-Berru (Cernay), Thanétien; MNHN, BR 9048, × 3/7. Hyo-hypoplastron droit, face ventrale.

Fig. 18. — *Trionyx* sp.; Avenay, Sparnacien; MNHN, AV 9171, × 3/7. Fragment de plastron? Face dorsale.

Fig. 19. — *Trionyx michauxi*; Mancy, Cuisien; MNHN, MA 9273, × 3/7. Hyoplastron droit, face ventrale.

Fig. 20. — *Trionyx* sp.; Mutigny, Sparnacien; MNHN, MU 9327, × 3/7. Hypoplastron droit, face ventrale.

Source : MNHN, Paris




Source : MNHN, Paris

## PLANCHE XI

*Trionyx michauxi* n. sp. ; Mancy, Cuisien ; UM 2, MCY 1, holotype, × 1. Crâne.

FIG. 1. — Face dorsale.

FIG. 2. — Face ventrale.

FIG. 3. — Face latérale gauche.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

## PLANCHE XII

*Trionyx* sp. ; La Milloque, Stampien supérieur.

FIG. 1. — UP, LM 1966-R-16, × 1. Hypoplastron droit, face ventrale.

*Trionyx stiriacus* Peters, 1855 ; Artenay, Burdigalien ; MNHN.

FIG. 2. — ART 283, × 1. Hypoplastron gauche, face ventrale.

FIG. 3. — ART 279, × 1. Hyo-hypoplastron droit, face ventrale.

*Trionyx* sp. ; Saint-Gérand-le-Puy, Aquitanien ; MNHN.

FIG. 4. — SG 348, × 1/2. Neurale, face dorsale.

FIG. 5. — SG 352, × 1/2. Fragment latéral de pleurale, face dorsale.

FIG. 6. — SG 346, × 1/2. Fragment médial d'hypoplastron gauche, face ventrale.

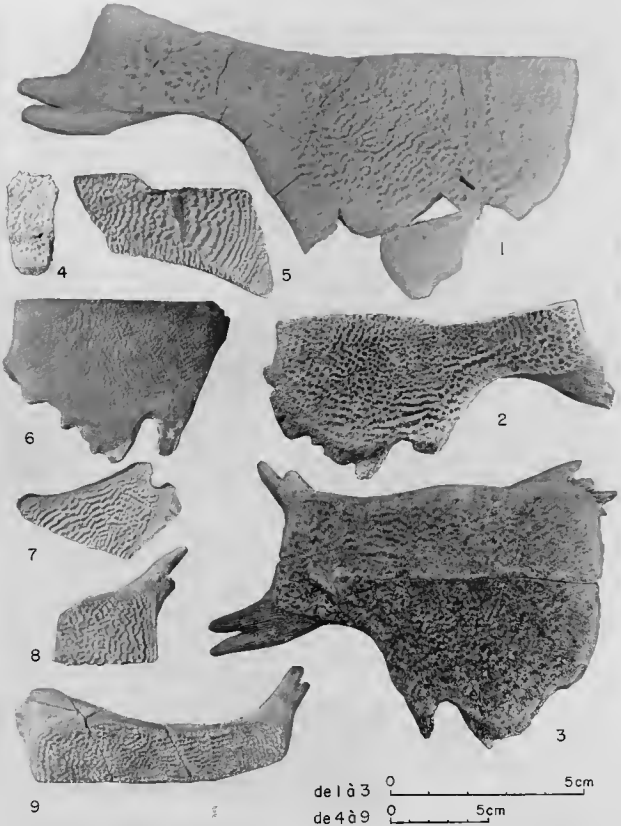
FIG. 7. — SG 353, × 1/2. Fragment antérieur de xiphiplastron gauche, face ventrale.

FIG. 8. — SG 354, × 1/2. Fragment latéral d'hyoplastron gauche, face ventrale.

*Trionyx* sp. ; Gypse de Montmartre, Ludien ; MNHN, CY 13, × 1/2.

FIG. 9. — Hyoplastron gauche, face ventrale.

Source : MNHN, Paris




Source : MNHN, Paris

PLANCHE XIII

*Trionyx stiriacus* Peters, 1855 ; Artenay, Burdigalien ; MNHN.

FIG. 1. — ART 104, × 1/2. Carapace dorsale juvénile, face dorsale.

FIG. 2. — ART 101, × 3/4. Crâne, face ventrale.

FIG. 3. — ART 103, × 1/3. Carapace dorsale, face dorsale.

FIG. 4. — ART 278, × 1/2. Xiphiplastron droit, face ventrale.

*Trionyx* sp. ; région d'Épernay, Yprésien ; MNHN.

FIG. 5. — AL 9207, × 3/4. Mandibule, face dorsale.

*f*, fossette symphysaire.

FIG. 6 et 7. — AL, × 3/4. Fragment de crâne, face postérieure et face latérale droite du carré.

*ca*, carré ; *cav. tymp*, *cavum tympani* ; *cr*, crête ; *far. art*, facette articulaire du carré ; *for. ch. tymp*, *foramen chorda tympani inferius* ; *for. post. car*, *foramen posterior canalis carotici interni* ; *gout. t. Eu*, gouttière du tube d'Eustache ; *inc. col*, *incisura columellae auris* ; *pter*, ptérygoïde.

*Trionyx* sp. ; Mont-de-Berru (Cernay) Thanétien ; MNHN.

FIG. 8. — BR 9071, × 3/4. Fragment de maxillaire, face ventrale.

FIG. 9 et 10. — BR 9072, × 3/4. Fragment de maxillaire, faces ventrale et latérale droite.

*Trionyx capellinii*, var. *montevialensis* Negri, 1892 ; Monteviale, « Sannoisien » ; ICPC, × 1/2.

FIG. 11. — Hyo-hypoplastron droit, face ventrale.

*hyo*, hyoplastron ; *hypo*, hypoplastron.

Source : MNHN, Paris

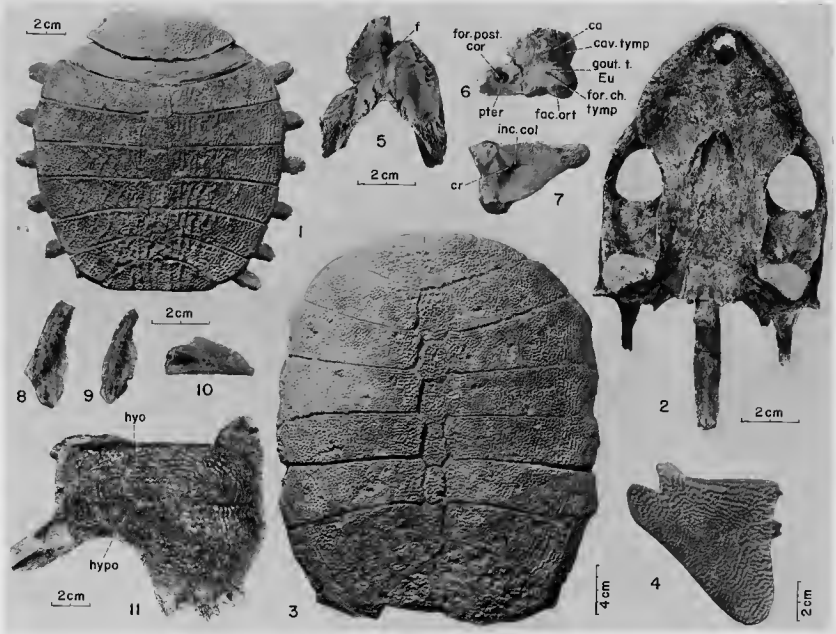



PLANCHE XIII

Source : MNHN, Paris

## PLANCHE XIV

*Allaeochelys* sp. provenant de la région d'Épernay, Yprésien (notamment des Sables à Unios et Térédines, Cuisien) et de Cuise-Lamothe, Cuisien.

FIG. 1. — Mutigny, Sparnacien; MNHN, MU 9321 et 9323, × 1/3. Epiplastron et fragment médial d'hyoplastron droit, face ventrale.

FIG. 2. — Grauves, Cuisien; MNHN, GR 9299, × 1/2. Epiplastron gauche, face dorsale.

FIG. 3. — MNHN, AL 9216, × 1/2. Hypoplastron gauche partiel, face ventrale.

FIG. 4 et 5. — Mutigny, Sparnacien; Coll. Poirier, × 1/2. Hypoplastron droit partiel, faces dorsale et ventrale.

FIG. 6. — Cuis, Cuisien; MNHN, AL 9227, × 1. Fragment médial d'hyoplastron droit, face ventrale.

FIG. 7 et 8. — MNHN, AL 9230, × 1/2. Entoplastron, faces ventrale et dorsale.

FIG. 9. — MNHN, AL 9231, × 1. Fragment latéral d'hyoplastron gauche, face ventrale.

FIG. 10 et 11. — MNHN, AL 9135, × 1/3. Nuchale, faces dorsale et ventrale.
*for. vasc*, foramen vasculaire; *ins. musc*, facette d'insertion musculaire; *pr. vert*, processus pour la 8e vertèbre cervicale.

FIG. 12. — MNHN, AL 9225, × 1/2. Fragment latéral d'hyoplastron gauche, face ventrale.

FIG. 13. — Mutigny, Sparnacien; MNHN, MU 9159, × 1/2. Fragment latéral d'hyoplastron gauche, face ventrale.

FIG. 14. — Cuise-Lamothe, Cuisien; IRScNB, × 1/2. Fragment antéromédial d'hypoplastron gauche, face ventrale.

FIG. 15. — MNHN, AL 9218, × 1/2. Xiphiplastron droit partiel, face ventrale.

FIG. 16. — AL 9221, × 1/2. Fragment médial d'hyoplastron gauche, face ventrale.

FIG. 17. — Mancy, Cuisien; MNHN, MA 9258, × 1/2. Pleurale postérieure gauche, face dorsale.

FIG. 18. — Mancy, Cuisien; MNHN, MA 9275, × 1/2. Suprapygale, face dorsale.

FIG. 19 et 20. — Mancy, Cuisien; MNHN, MA 9277, × 1/2. Pygale, faces antérieure et dorsale.

FIG. 21. — Mutigny, Sparnacien; coll. Poirier, × 1/2. Pleurale 1 droite, face dorsale.

FIG. 22. — MNHN, AL 9131, × 1/2. Fragment médial de pleurale droite, face dorsale.

FIG. 23. — Grauves, Cuisien; MNHN, GR 9310, × 1. Périphérique 1 gauche, face dorsale.

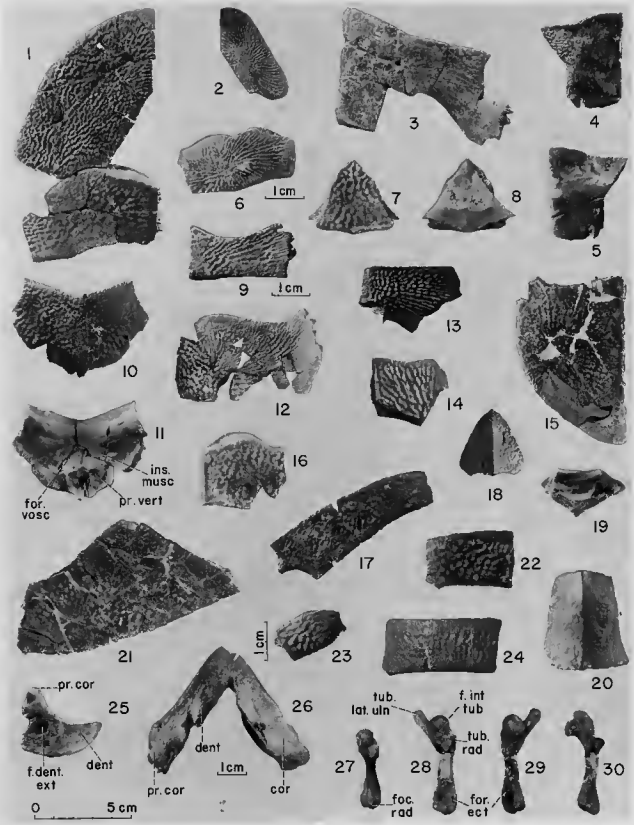
FIG. 24. — Cuise-Lamothe, Cuisien; IRScNB, × 1/2. Fragment médial de pleurale droite, face dorsale.

FIG. 25 et 26. — MNHN, AL 9134. Fragment de mandibule, face latérale droite, × 1/2 et face dorsale, × 3/4.
*cor*, coronoïde; *dent*, dentaire; *f. dent. ext*, fosse dentaire externe; *pr. cor*, *processus coronoideus*.

FIG. 27. — Mutigny, Sparnacien; MNHN, MU 9316, × 1/2. Humérus gauche partiel, face ventrale.
*fac. rad*, facette radiale.

FIG. 28, 29 et 30. — Mutigny, Sparnacien; MNHN, MU 9319, × 1/2. Humérus gauche, faces ventrale, dorsale et latérale.
*f. int. tub*, fosse intertuberculaire; *for. ect*, foramen ectépicondylaire; *tub. lat. uln*, tubercule latéral ulnaire; *tub. rad*, tubercule médial radial.

Source : MNHN, Paris




Source : MNHN, Paris

## PLANCHE XV

*Allaeochelys* sp., provenant de la région d'Épernay, Yprésien, et principalement de Mutigny (MU), Sparnacien ; coll. MNHN.

Fig. 1. — MU 9320, × 1. Périphérique 1 gauche, face dorsale.

Fig. 2. — MU 8162, × 1. Fragment de xiphiplastron droit, face ventrale.

Fig. 3. — Mutigny, coll. Poirier, × 1. Périphérique 2 gauche, face dorsale.

Fig. 4. — MU 9154, × 1. Périphérique 2 gauche, face postérieure.

Fig. 5. — AL 9133, × 1. Périphérique 2 droite, face médiale.

Fig. 6. — MU 9148, × 2. Périphérique 2 gauche, face dorsale.

Fig. 7. — MU 9146, × 1. Périphérique 3 droite, face dorsale.

Fig. 8, 9 et 10, 11. — Mutigny, coll. Poirier, × 1. Périphériques 4 gauche, faces dorsale et médiale ; et 4 droite, faces antérieure et postérieure.

*ind. hyo*, fossette pour une indentation hyoplastrale.

Fig. 12, 13 et 14. — MU 9213, × 1. Périphérique 6 gauche, faces dorsale, médiale et postérieure.

Fig. 15 et 16. — AL 9229, × 1. Périphérique 9 gauche, faces dorsale et médiale.

Fig. 17 et 18. — MU 9164, × 1. Neurale, faces dorsale et ventrale.

Fig. 19. — MU 9166, × 1. Suprapygale, fragment, face dorsale.

Fig. 20. — MU 9165, × 1. Dernière neurale, face dorsale.

Fig. 21. — MU 9158, × 1. Fragment médial de pleurale, face dorsale.

Fig. 22. — Crauves, Cuisien ; CR 9309, × 2. Périphérique 3 droite, face dorsale.

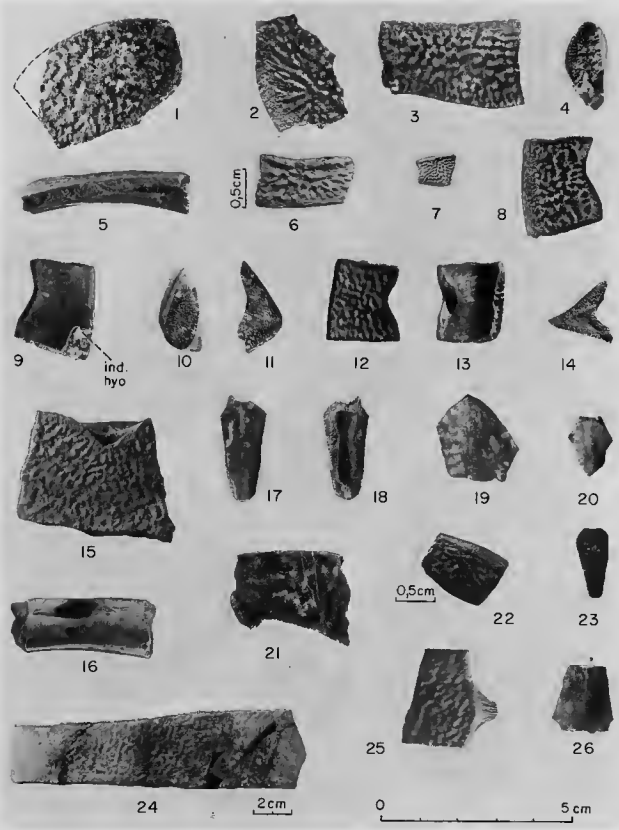
Fig. 23. — AL 9138, × 1. Neurale, face dorsale.

Fig. 24. — AL 9124, × 1/2. Pleurale, face dorsale.

Fig. 25. — MU 9163, × 1. Fragment latéral de pleurale, face dorsale.

Fig. 26. — AL 9137, × 1. Pygale, face dorsale.

Source : MNHN, Paris




Source : MNHN, Paris

## PLANCHE XVI

*Allaeochelys parayrei* Noulet, 1867 ; environs de Castres, Bartonien ; MHNT, × 2/3.

Fig. 1. — Carapace dorsale de La Massale (Bergounioux 1931, fig. 6, 3), face dorsale.

Fig. 2 et 3. — Carapace de Lautrec, moule interne de la carapace dorsale (Bergounioux 1935, fig. 6, 4) et plastron, face ventrale.

*Allaeochelys* sp. ; Mancy, Cuisien : MNHN, MA 9260, × 2/3.

Fig. 4. — Pleurale gauche partielle, face dorsale.

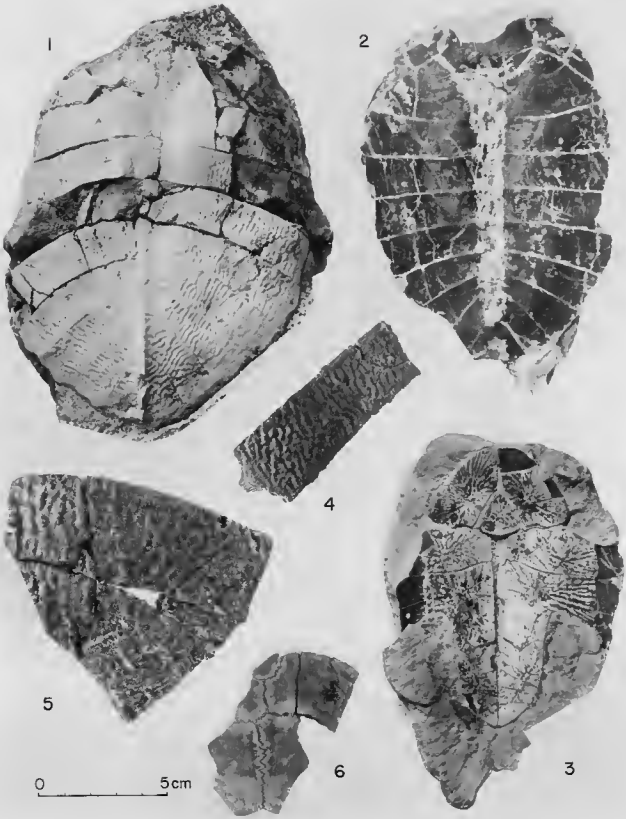
*Trionyx* sp. ; Mutigny, Sparnacien ; MNHN, MU 9330, × 2/3.

Fig. 5. — 2 pleurales postérieures droites, face dorsale.

Trionychoïdé indéterminé ; Mancy, Cuisien ; MNHN, MA 9259, × 2/3.

Fig. 6. — Fragment postérieur de carapace, face dorsale.

Source : MNHN, Paris



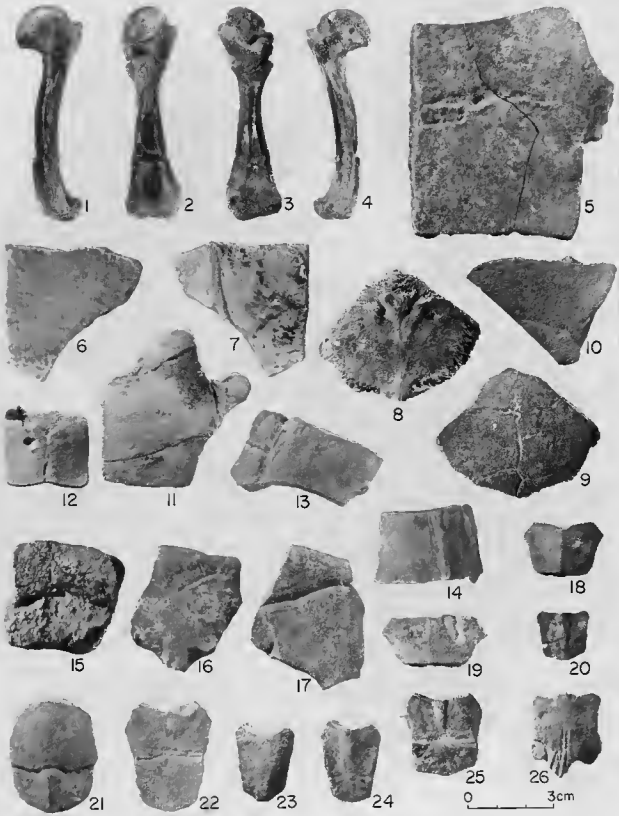

Source : MNHN, Paris

## PLANCHE XVII

*Palaeochelys* sp. de la région d'Épernay, Yprésien ; coll. MNHN, × 3/4.

FIG. 1, 2, 3 et 4. — Grauves, Cuisien ; GR 9286. Fémur gauche, faces postérieure, dorsale, ventrale et antérieure.
FIG. 5. — Cuis, Cuisien ; AL 9205. Hypoplastron gauche partiel, face ventrale.
FIG. 6 et 7. — AL 9123. Fragment de xiphiplastron gauche, faces ventrale et dorsale.
FIG. 8 et 9. — Grauves, Cuisien ; BR 9197. Entoplastron, faces dorsale et ventrale.
FIG. 10. — Grauves, Cuisien ; GR 9201. Fragment de xiphiplastron gauche, face ventrale.
FIG. 11. — AL 9142. Fragment d'hyoplastron gauche, face ventrale.
FIG. 12. — Grauves, Cuisien ; GR 9297. Pygale, face dorsale.
FIG. 13. — AL 9119. Fragment médial de pleurale postérieure droite, face dorsale.
FIG. 14. — AL 9221. Fragment médial de pleurale gauche, face dorsale.
FIG. 15. — Grauves, Cuisien ; GR 9189. Périphérique 1 gauche, face dorsale.
FIG. 16. — Grauves, Cuisien ; GR 9200. Fragment de nuchale, face dorsale.
FIG. 17. — AL 9120. Fragment de nuchale, face dorsale.
FIG. 18. — Grauves, Cuisien ; GR 9292. Neurale postérieure, face dorsale.
FIG. 19. — Grauves, Cuisien ; GR 9293. Neurale postérieure, face dorsale.
FIG. 20. — Grauves, Cuisien ; GR 9282. Neurale, face dorsale.
FIG. 21. — Mancy, Cuisien ; MA 9278. Neurale 1, face postérieure.
FIG. 22. — Grauves, Cuisien ; GR 9284. Neurale face dorsale.
FIG. 23. — Mancy, Cuisien ; MA 9280. Neurale, face dorsale.
FIG. 24. — Monthelon, Cuisien ; MT 9251. Neurale, face dorsale.
FIG. 25. — Grauves, Cuisien ; GR 9295. Neurale, face dorsale.
FIG. 26. — Mancy, Cuisien ; MA 9276. Neurale, face dorsale.

Source : MNHN, Paris




Source : MNHN, Paris

## PLANCHE XVIII

FIG. 1. — *Palaeochelys laurenti* (Bergounioux, 1934); Marseille-Saint-Henri, Stampien; UAM 1; paratype, × 2/3. Plastron, face ventrale.

FIG. 2 et 2 bis. — *Palaeochelys laurenti*; Cournon, Stampien; MNHN, COR 1, × 2/3. Nuchale, face dorsale et plastron, face ventrale.

FIG. 3. — *Palaeochelys manuascensis* (Bergounioux, 1934); Manosque, Stampien; MHNM, holotype, × 2/3. Plastron, face ventrale.

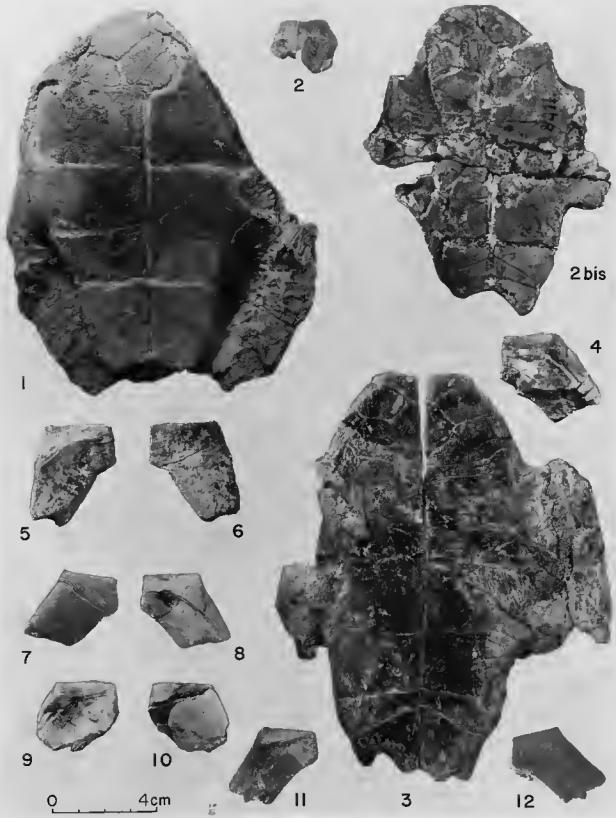
FIG. 4. — *Palaeochelys laurenti*; Marseille-Saint-Henri, Stampien; UL 1, 92450, × 2/3. Epiplastron droit, face dorsale.

FIG. 5 et 6. — *Palaeochelys* sp.; région d'Épernay (sables à Unios et Térédines?) Yprésien; MNHN, AL 9141, × 2/3. Epiplastron gauche, faces dorsale et ventrale.

FIG. 7, 8 et 9, 10. — *Palaeochelys* sp.; Robiac, Bartonien; UL 1, 90002 et 90003, × 2/3. Epiplastron droit, faces ventrale et dorsale, et épiplastron gauche, faces dorsale et ventrale.

FIG. 11 et 12. — *Palaeochelys* sp.; région d'Épernay (sables à Unios et Térédines?) Yprésien; MNHN, AL 9141, × 2/3. Épiplastron gauche, faces dorsale et ventrale.

Source : MNHN, Paris



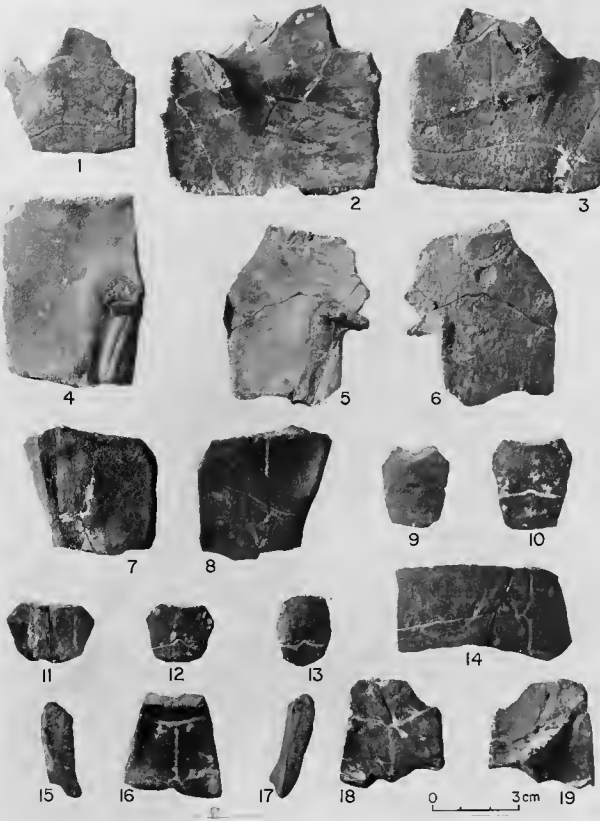

Source : MNHN, Paris

## PLANCHE XIX

*Palaeochelys* sp.; La Débruge, Ludien; UM 2, × 3/4.

Fig. 1. — Hyoplastron droit partiel, face ventrale.
Fig. 2 et 3. — Hyoplastron gauche partiel, faces dorsale et ventrale.
Fig. 4. — Hypoplastron droit partiel, face dorsale.
Fig. 5 et 6. — Hypoplastron droit partiel, faces dorsale et ventrale.
Fig. 7 et 8. — Xiphiplastron gauche partiel, faces dorsale et ventrale.
Fig. 9, 10, 11 et 12. — Neurales, faces dorsales.
Fig. 13. — Neurale 1, face dorsale.
Fig. 14. — Fragment médial de pleurale, face dorsale.
Fig. 15, 16 et 17. — Périphérique postérieure (9e ?) gauche, faces antérieure, dorsale et postérieure.
Fig. 18 et 19. — Périphérique 7 droite, faces dorsale et ventrale.

Source : MNHN, Paris




Source : MNHN, Paris

PLANCHE XX

Fig. 1 et 2. — *Palaeochelys* sp.; Egalayes, Lutétien; MNHN, EGY 10, × 0,85. Carapace dorsale et plastron, juvénile, faces dorsale et ventrale.

Fig. 3. — *Palaeochelys parisiensis* (Gray, 1831); Gypse de Paris, Romainville, Ludien; MNHN, GY 11, × 3/7. Plastron, face dorsale.

Fig. 4. — *Palaeochelys carroyi* (Bergounioux, 1933); Palette, Cuisien ou Lutétien; UAM 1, holotype, × 3/7. Carapace dorsale, face dorsale en vue antérodorsale.

Fig. 5. — *Mauremys massiliensis* (Bergounioux, 1936); Marseille-Saint-Henri, Stampien; UL 1, 92838, holotype, × 3/7. Plastron, face dorsale.

Source : MNHN, Paris

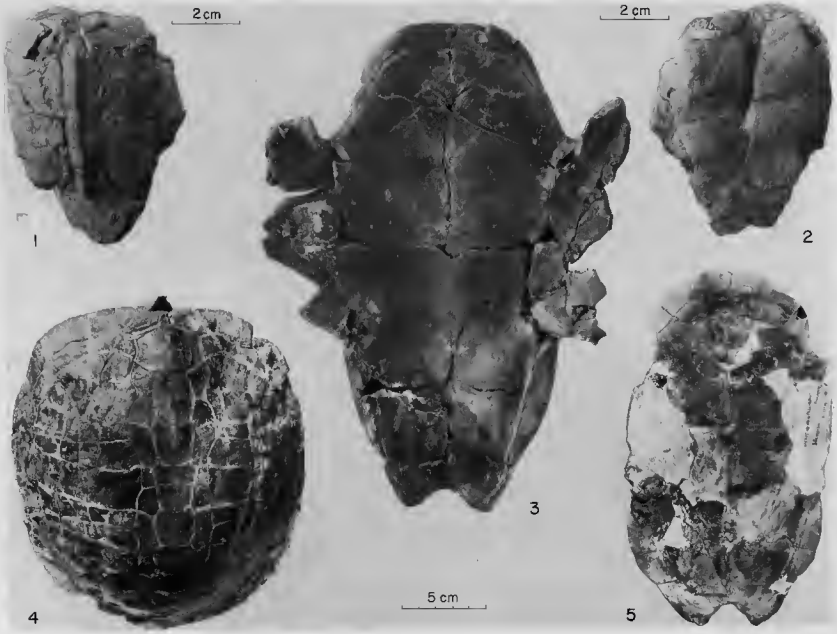



PLANCHE XX

Source : MNHN, Paris

## PLANCHE XXI

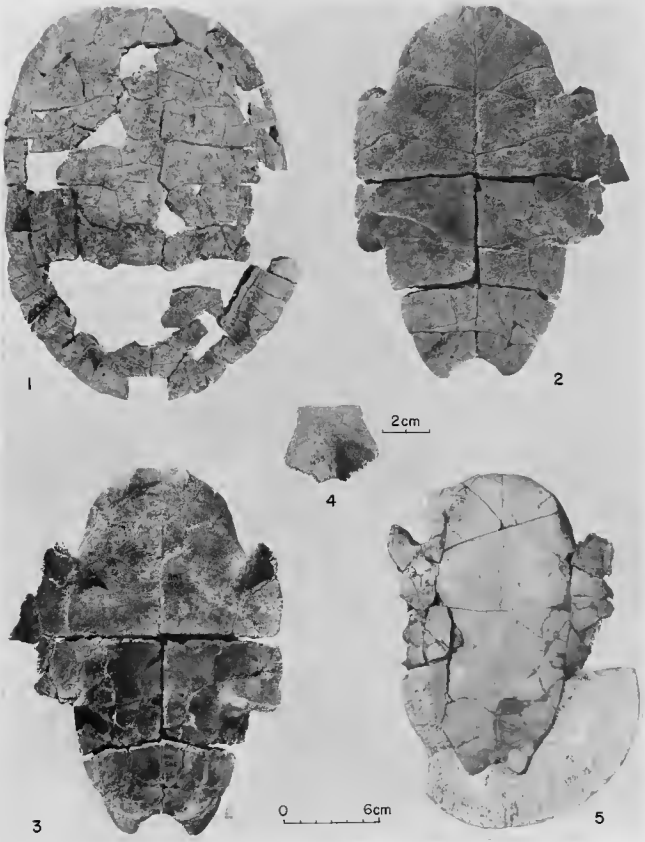
*Mauremys pygolopha* (Peters, 1868) ; Artenay, Burdigalien.

FIG. 1, 2 et 3. — MNHN, ART 506, × 0,4. Carapace dorsale, face dorsale et plastron, faces ventrale et dorsale.
FIG. 4. — MNHN, ART 439, × 3/5. Nuchale, face ventrale.

*Palaeochelys parisiensis* (Gray, 1831) ; Gypse de Paris, Romainville, Ludien.

FIG. 5. — MNHN, GY 11, × 0,4. Plastron, face ventrale.

Source : MNHN, Paris




Source : MNHN, Paris

## PLANCHE XXII

Fig. 1. — *Ptychogaster laurae* (Förster et Becker, 1888); Boutersem (Hooghutsel), Tongrien (« Sannoisien »); IRScNB, IG 18061, × 1/3. Plastron, face dorsale.

Fig. 2. — *Ptychogaster* cf. *emydoides* Pomel, 1847; Coderet (couche sableuse), Stampien supérieur; × 1/3. Hyoplastron, face ventrale.

Fig. 3 et 4. — *Ptychogaster emydoides*; Saint-Gérand-le Puy, Aquitanien; MNHN, SG 23 et SG 23 bis, × 1/3. Lobe antérieur du plastron, face dorsale et nuchale avec pleurale 1 droite, face ventrale.

Fig. 5. — *Ptychogaster emydoides*; Launiac, Aquitanien supérieur; LAM 2 (« *Clemmys subpyrenaica* » Bergounioux 1935), × 1/3. Carapace avec lobe antérieur du plastron, face ventrale.

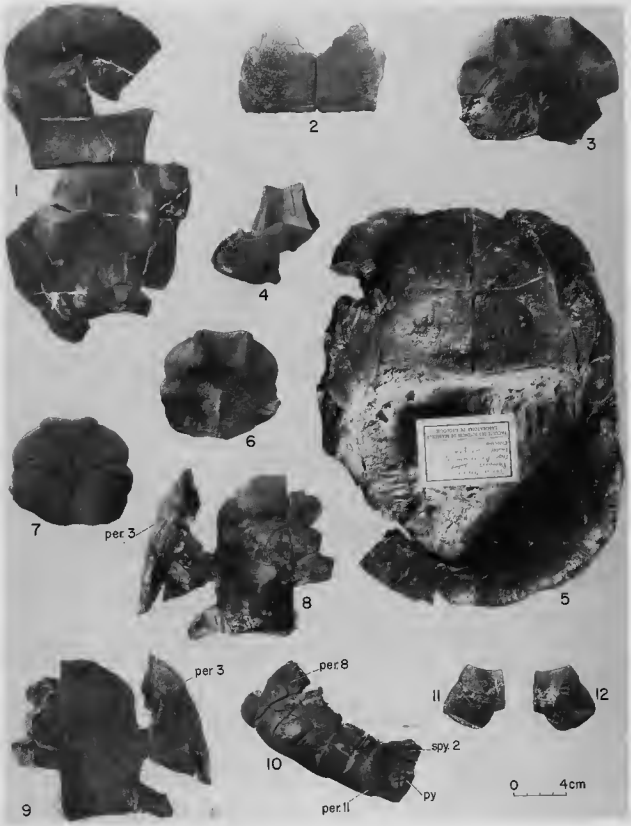
Fig. 6 et 7. — *Ptychogaster* sp.; Chilleurs-aux-Bois, Burdigalien; MNHN, CH 102, × 1/3. Lobe antérieur du plastron, faces dorsale et ventrale.

Fig. 8, 9 et 10. — *Ptychogaster* sp.; Savigné-sur-Lathan, Faluns savignéens, Miocène (probablement Burdigalien ancien); coll. Quétin, × 1/3. Lobe antérieur du plastron partiel avec périphériques attenantes au processus axillaire, faces dorsale et ventrale, et bordure postérieure entre la périphérique 8 et la pygale, en vue postérieure.

*per. 3*, *per. 8*, *per. 11*, périphériques 3, 8 et 11; *py*, pygale partielle; *sp 2*, suprapygale 2 partielle.

Fig. 11 et 12. — *Ptychogaster* (*Temnoclemmys*) sp.; Pontlevoy, Faluns pontiléviens, Helvétien inférieur; MNHN. FP 3002, × 1/3. Épiplastron droit, faces ventrale et dorsale.

Source : MNHN, Paris




Source : MNHN, Paris

## PLANCHE XXIII

*Ptychogaster* (*Temnoclemmys*) *batalleri* (Bergounioux, 1931) ; La Grive-Saint-Alban, Tortonien ou Helvétien?

Fig. 1 et 2. — MHNL, LGr 5163, × 3/4. Carapace, faces dorsale et ventrale.

Fig. 3. — MNHN, × 1/2. Nuchale, face dorsale.

Fig. 4. — MNHN, × 3/4. Xiphiplastron gauche, face dorsale.

*Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847 ; Saint-Gérand-le-Puy, Aquitanien ; MNHN.

Fig. 5 et 6. — SG 204 et SG 110, × 1,2. Hypoplastrons gauche et droit, profils latéraux gauche et droit.

Fig. 7 et 8. — La Chacotte, Montaigut-le-Blin, Aquitanien moyen, SG 218, × 3/4. Individu juvénile, hyoplastrons et hypoplastron gauche, face ventrale et profil latéral gauche.

*Ptychogaster* (*Temnoclemmys*) cf. *batalleri* ; Sansan, Helvétien.

Fig. 9 et 10. — MNHN, SA 4680, × 3/4. Xiphiplastron gauche, faces dorsale et ventrale.

Fig. 11, 12 et 13. — MNHN, SA 1997 et 2010, × 3/4. Deux fragments de lobe antérieur de plastron, faces dorsale et ventrale.

Fig. 14. — MNHN, SA 2007, × 3/4. Pygale, face dorsale.

*Clemmydopsis turnauensis* (H. von Meyer, 1847) ; Sansan, Helvétien ; MNHN, × 3/4.

Fig. 15 et 16. — SA 2011. Épiplastrons, faces dorsale et ventrale.

Fig. 17, 18 et 19. — SA 1995, SA 2005 et SA 1998. Épiplastrons, faces dorsales.

*Ptychogaster* cf. *emydoides* ; Coderet, Stampien supérieur ; UL 1, × 3/4.

Fig. 20. — Éboulis de Coderet. Nuchale, face dorsale.

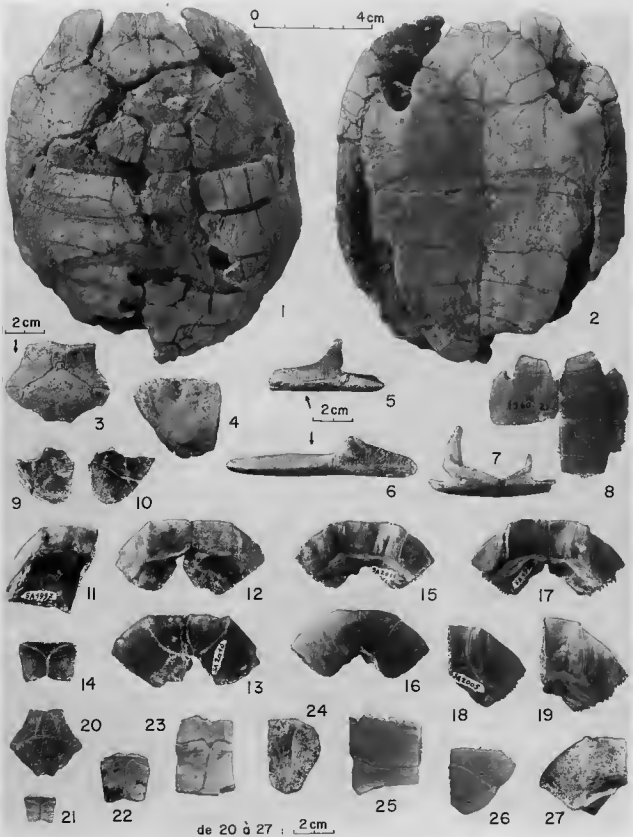
Fig. 21. — Couche sableuse. Pygale, face dorsale.

Fig. 22, 23 et 24. — Niveau 250. Pygale, périphériques 9 droite et 1 gauche, faces dorsales.

Fig. 25 et 26. — Couche sableuse, Hypoplastron droit et xiphiplastron gauche, faces ventrales.

Fig. 27. — Éboulis. Épiplastron gauche, face dorsale.

Source : MNHN, Paris



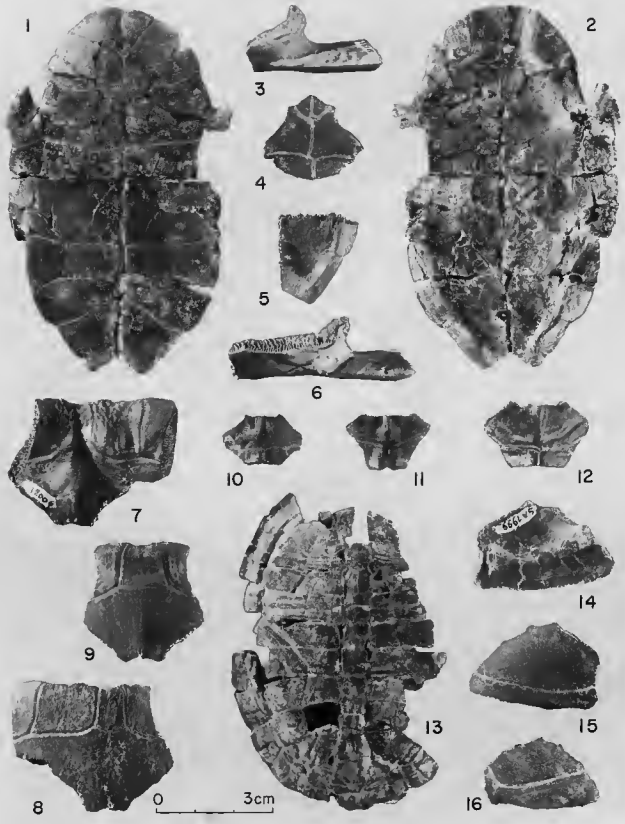

Source : MNHN, Paris

## PLANCHE XXIV

*Clemmydopsis turnauensis* (H. von Meyer, 1847) ; Sansan, Helvétien ; MNHN.

Fig. 1 et 2. — SA 2023, × 2/3. Plastron, faces ventrale et dorsale.
Fig. 3. — SA 1994, × 1. Hypoplastron gauche partiel, profil latéral gauche.
Fig. 4. — SA 2009, × 1. Entoplastron, face ventrale.
Fig. 5. — SA 2033 bis, × 1. Xiphiplastron droit, face ventrale.
Fig. 6. — SA 1992, × 1. Hypoplastron gauche, profil latéral gauche.
Fig. 7 et 8. — SA 2006, × 1. Nuchale avec la périphérique 1 gauche ; faces ventrale et dorsale.
Fig. 9. — SA 1996, × 1. Nuchale, face dorsale.
Fig. 10. — SA 2004, × 1. Suprapygale 2, face dorsale.
Fig. 11. — SA 2001, × 1. Suprapygale 2 avec la pygale, face dorsale.
Fig. 12. — SA 2001 bis, × 1. Suprapygale 2, face dorsale.
Fig. 13. — SA 1991, × 1. Carapace dorsale partielle, face dorsale.
Fig. 14. — SA 1999, × 1. Pleurale 1 gauche, face ventrale.
Fig. 15. — SA 2008, × 1. Pleurale 1 gauche, face dorsale.
Fig. 16. — SA 2003, × 1. Pleurale 1 droite, face dorsale.

Source : MNHN, Paris




Source : MNHN, Paris

## PLANCHE XXV

*Hadrianus* sp. des Sables à Unios et Térédines, Cuisien ; coll. MNHN, × 2/5.

FIG. 1 et 2. — Monthelon ; MT 9247. Périphérique postérieure partielle, face dorsale et postérieure.

FIG. 3 et 4. — Monthelon ; MT 9248. Fragment de lobe antérieur de plastron, faces ventrale et dorsale.

FIG. 5 et 6. — Cuis ; cat. A. G. 8535. Épiplastron droit, faces ventrale et dorsale.

FIG. 7. — Grauves, GR 9312. Fragment antérieur d'épiplastron droit, face ventrale.

FIG. 8. — Grauves, GR 9311. Fragment médial de périphérique, face dorsale.

FIG. 9. — Grauves, GR 9301. Entoplastron, face ventrale.

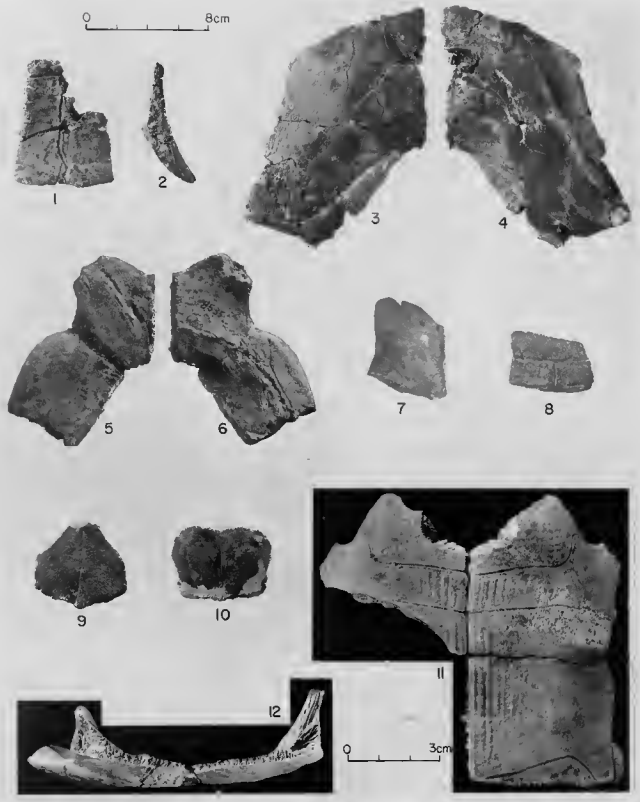
FIG. 10. — Grauves, GR 9300. Pygale, face dorsale.

*Ergilemys* sp., forme à charnière hypo-xiphiplastrale ; Saint-Géraud-le Puy : Créchy, Stampien supérieur ou Aquitanien ; MNHN, SC 308, × 4/5. Hyoplastrons avec l'hypoplastron gauche.

FIG. 11. — Face ventrale.

FIG. 12. — Profil latéral gauche.

Source : MNHN, Paris




Source : MNHN, Paris

## PLANCHE XXVI

*Cheirogaster phosphoritarum* (Bergounioux, 1935) ; Phosphorites du Quercy, probablement Stampien.

Fig. 1 et 2. — MNHN, QU 8747, × 3/7. Épiplastron droit, face dorsale et symphyse épiplastrale.

Fig. 3. — UM 2, × 3/7. Nuchale, face dorsale.

*Hadrianus castrensis* (Bergounioux, 1935) ; environs de Castres, Bartonien.

Fig. 4. — MNHN, CAT 1, × 0,2 environ. Carapace dorsale, face dorsale.

*Hadrianus* sp. ; Cuis ? Cuisien.

Fig. 5 et 6. — MNHN, AL 9332, × 3/7. Épiplastrons partiels, faces ventrale et dorsale.

? *Hadrianus* sp. ; Robiac, Bartonien.

Fig. 7 et 8. — UL 1, 90010, × 3/7. Fragment postérieur de xiphiplastron droit, faces ventrale et dorsale.

*Cheirogaster maurini* Bergounioux, 1935 ; Falaise de Baby, Ludien.

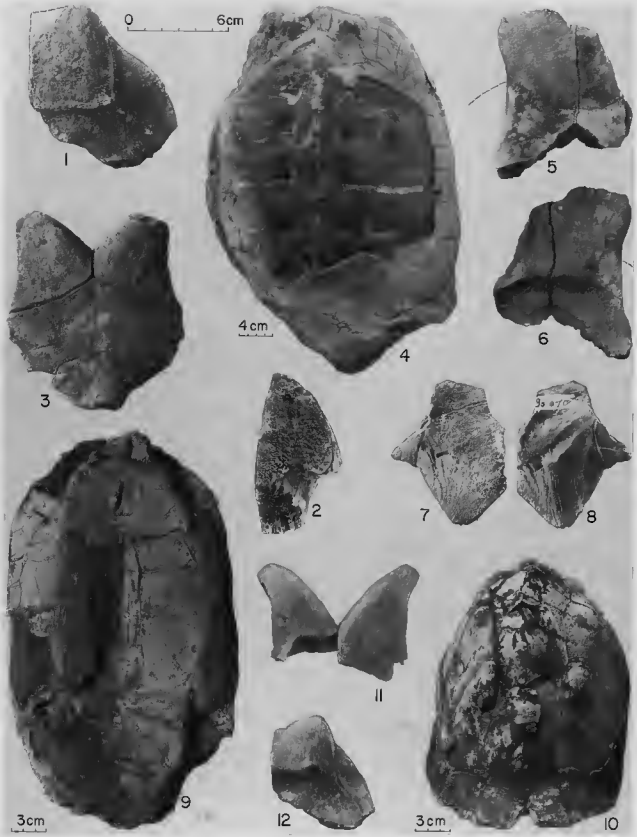
Fig. 9 et 10. — ML, holotype, × 0,3 environ. Carapace, face ventrale et vue frontale.

*Cheirogaster* sp. ; Montmartre, Ludien.

Fig. 11. — MNHN, CY 8, × 3/7. Fragment de nuchale, face dorsale.

Fig. 12. — MNHN, CY 5, × 3/7. Épiplastron droit, face dorsale.

Source : MNHN, Paris




Source : MNHN, Paris

## PLANCHE XXVII

*Cheirogaster* sp. ; Vauche, Oligocène ; MNHN, VAU 1, × 1/3.

Fig. 1 et 2. — Fragment antérieur de plastron, faces ventrale et dorsale.

Geochéloninés indéterminés ; Saint-Gérand-le-Puy, Aquitanien ; MNHN, × 1/3.

Fig. 3 et 4. — SG 289. Épiplastrons, face dorsale et symphyse épiplastrale droite.

Fig. 5 et 6. — ? *Ergilemys*. SG 325. Pygale, faces dorsale et ventrale.

Fig. 7 et 8. — SG 262. Fragment latéropostérieur de plastron, faces ventrale et dorsale.

Fig. 9 et 10. — SG 303. Fragment de xiphiplastron gauche, faces ventrale et dorsale.

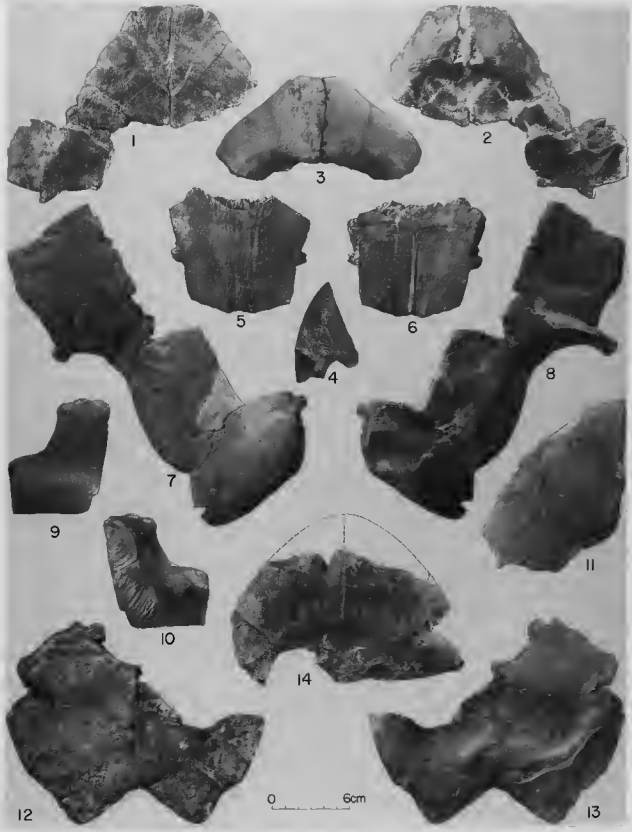
Fig. 11. — *Ergilemys* sp. ; SG 304. Épiplastron gauche, face dorsale.

Fig. 12 et 13. — SG 242. Lobe postérieur de plastron partiel, faces ventrale et dorsale.

*Ergilemys* sp. ; Suèvres, Burdigalien ; MNHN, SUE 4, × 1/3.

Fig. 14. — Épiplastrons, face dorsale.

Source : MNHN, Paris




Source : MNHN, Paris

## PLANCHE XXVIII

« *Testudo* » *pusilla* Bergounioux, 1936 ; Marseille-Séon-Saint-André, Stampien ; UL 1, 92890, holotype, × 1,6.

Fig. 1 et 2. — Carapace, face ventrale et fragment de la région épiplastrale, face dorsale.

*Ergilemys* sp., forme à charnière hypo-xiphiplastrale ; Coderet, Stampien supérieur ; UL 1.

Fig. 3 et 4. — Éboulis de Coderet : épiplastrons, gauche × 0,8 face dorsale, et droit × 1,2 en vue oblique sur la symphyse épiplastrale.

Fig. 5 et 6. — Secteur D1 75, angle C et D2 de Coderet : fragment de branche droite de mandibule, × 1,2, faces dorsale et latérale.

*f. dent. ext*, fosse dentaire externe ; *for. dent. ma, foramen dentofaciale majus ; pr. cor, processus coronoideus.*

Fig. 7. — Niveau 250 : fragment postérolatéral d'hyoplastron droit, × 4/5, face ventrale montrant le bord postérieur formant charnière.

Testudinidé indéterminé (*Ergilemys*?) ; Pech-du-Fraysse, Stampien supérieur ; MNHN, PFR, × 4/5.

Fig. 8. — Nuchale, face dorsale.

Fig. 9 et 10. — Pygale, faces dorsale et ventrale, montrant la division de l'écaille supracaudale (M 11).

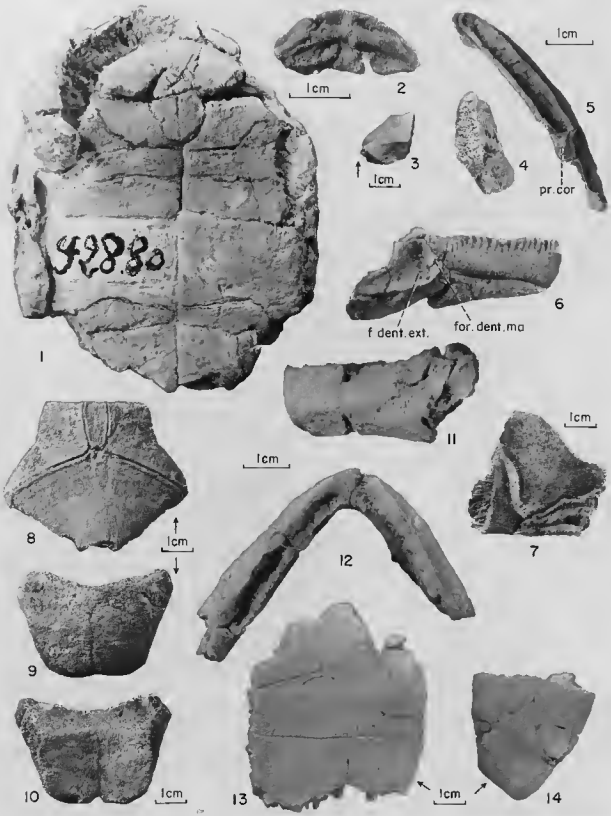
*Ergilemys brunetti* ? ; La Milloque, Stampien supérieur.

Fig. 11 et 12. — MNHN, coll. Filhol 1903-1, × 1,2. Mandibule partielle, faces latérale gauche et dorsale.

Fig. 13. — UP, LM 1966.R.14, × 4/5. Hyoplastron gauche, face ventrale.

Fig. 14. — UP, LM 1966.R.13, × 4/5. Xiphiplastron gauche, face ventrale.

Source : MNHN, Paris




Source : MNHN, Paris

## PLANCHE XXIX

? *Ergilemys* sp. ; Villebramar, Stampien inférieur ; UP, VIL 1967.R.3, × 3/7.

Fig. 1. — Demi-plastron antérieur, face dorsale.

*Ergilemys bruneti* n. sp. ; La Milloque, Stampien supérieur.

Fig. 2. — UP, LM 1966.R.9, paratype, × 3/7. Fragment de plastron, face dorsale.

Fig. 3. — UP, LM 1966.R.11, paratype, × 3/7. Plastron sans les xiphiplastrons, face dorsale.

Fig. 4. — UP, LM 1966.R.12, hypodigme, × 3/7. Fragment de nuchale, face dorsale.

Fig. 5. — UAM 1, hypodigme, × 0,2 environ. Demi-plastron antérieur, face dorsale.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

## PLANCHE XXX

*Testudo* sp., groupe *promarginata* Reinach, 1900 ; Saint-Cérand-le-Puy, Aquitanien ; MNHN, SC 326, × 0,4.

Fig. 1 et 2. — Plastron, faces ventrale et dorsale.

Testudinidés indéterminés ; Saint-Cérand-le-Puy, Aquitanien ; MNHN, × 4/5.

Fig. 3. — Géochéloniné ; SC 223. Humérus droit, face ventrale.

Fig. 4 et 5. — *Testudo* ; SC 225. Fémur gauche, faces ventrale et dorsale.

Fig. 6 et 7. — *Testudo* ; SC 226. Humérus gauche, faces ventrale et dorsale.

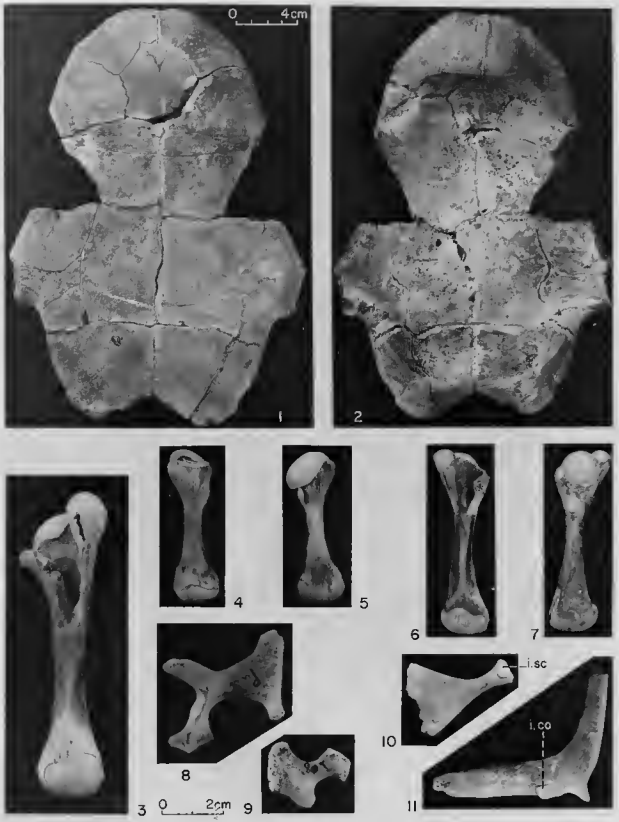
Fig. 8. — SC 227. Pubis droit, face ventrale.

Fig. 9. — SC 228. Ischion gauche, face ventrale.

Fig. 10. — *Testudo* ; SC 229. Coracoïde droit, face dorsale.

Fig. 11. — SC 221. Scapula partielle avec procoracoïde droits, face postérieure.
*i. co*, facette d'insertion du coracoïde ; *i. sc*, facette d'insertion sur le procoracoïde.

Source : MNHN, Paris




Source : MNHN, Paris

## PLANCHE XXXI

*Testudo promarginata* Reinach, 1900 ; Saint-Gérand-le-Puy, Aquitanien ; MNHN, X 4/7.

FIG. 1. — SG 292. Demi-plastron antérieur, face ventrale.

FIG. 2 et 3. — SG 220. Fragment de demi-plastron postérieur gauche, faces dorsale et ventrale.

FIG. 4 et 5. — SG 292. Parties antérieure et postérieure de la carapace dorsale (même individu que le demi-plastron antérieur), face dorsale.

FIG. 6. — SG 292. Demi-plastron antérieur, face dorsale.

FIG. 7. — SG 339. Nuchale, face dorsale.

*Dithyrosternon* sp. ; Lostanges, Eocène supérieur ; UP 6, X 4/7.

FIG. 8 et 9. — Épiplastron gauche, faces dorsale et ventrale.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XXXI

Source : MNHN, Paris

## PLANCHE XXXII

*Testudo ginsburgi* n. sp. ; Artenay, Burdigalien ; MNHN, ART 541, holotype, × 3/7.

Fig. 1. — Plastron, face ventrale.

*Testudo* cf. *promarginata* Reinach, 1900 ; Marsolan, Burdigalien ; Séminaire d'Auch, don de l'abbé Caneto (*Testudo canetotiana* Lartet ex parte) ; × 3/7.

Fig. 2. — Carapace, face ventrale.

*Testudo promarginata* ; Sables de l'Orléanais, Burdigalien.

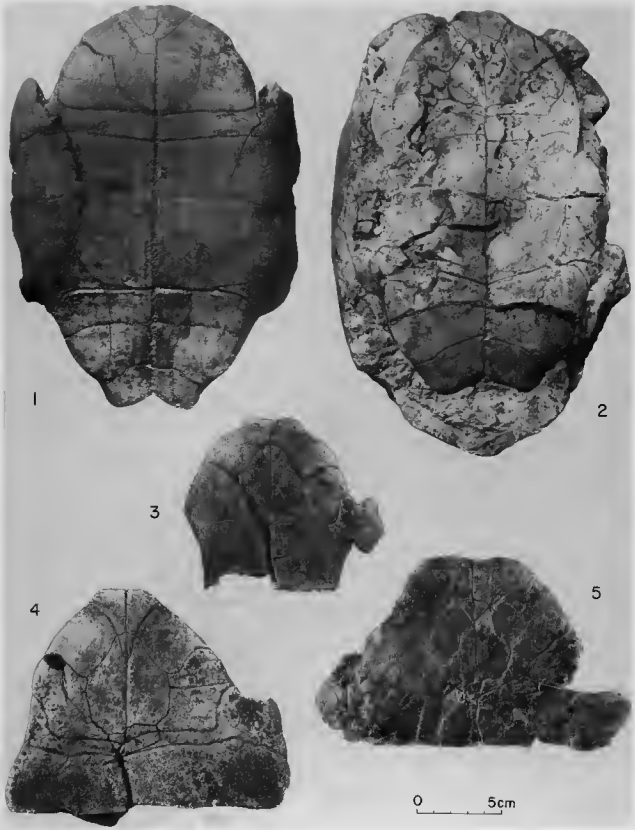
Fig. 3. — Neuville-aux-Bois ; MNHN, NEU 54, × 3/7. Demi-plastron antérieur, face ventrale.

Fig. 4. — Chilleurs-aux-Bois ; MNHN, CH 103, × 3/7. Demi-plastron antérieur, face ventrale.

*Testudo mellingi* (Peters, 1868) ; Baigneaux-en-Beauce, Burdigalien ; MNHN, BA 1009, × 3/7.

Fig. 5. — Demi-plastron antérieur, face ventrale.

Source : MNHN, Paris




Source : MNHN, Paris

## PLANCHE XXXIII

*Testudo ginsburgi* n. sp. ; Artenay, Burdigalien ; MNHN, ART 541, holotype, × 3/7.

Fig. 1. — Plastron, face dorsale.

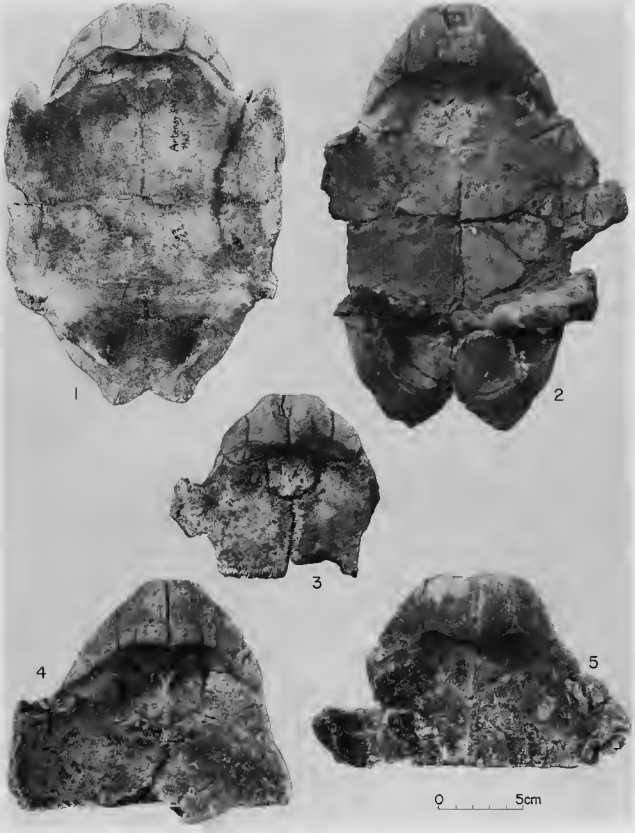
*Testudo promarginata* Reinach, 1900.

Fig. 2. — Neuville-aux-Bois, Burdigalien ; MNHN, NEU 55 (« *Testudo noviacensis* Nouël »), × 3/7. Plastron, face dorsale.
Fig. 3. — Neuville-aux-Bois, Burdigalien ; MNHN, NEU 54, × 3/7. Demi-plastron antérieur, face dorsale.
Fig. 4. — Chilleurs-aux-Bois, Burdigalien ; MNHN, CH 103, × 3/7. Demi-plastron antérieur, face dorsale.

*Testudo mellingi* (Peters, 1868) ; Baigneaux-en-Beauce, Burdigalien ; MNHN, × 3/7.

Fig. 5. — Demi-plastron antérieur, face dorsale.

Source : MNHN, Paris




Source : MNHN, Paris

## PLANCHE XXXIV

*Testudo antiqua* Bronn, 1831 ; Hohenhöwen (Baden), Miocène supérieur ; ICT, × 3/5.

Fig. 1. — Carapace dorsale, face ventrale.

*Testudo canetotiana* Lartet, 1851 ; Sansan ; Helvétien ; MNHN, × 3/5.

Fig. 2, 3 et 4. — SA 1989. Épiplastron droit, faces ventrale, dorsale et symphyse épiplastrale.

Fig. 5 et 6. — SA 1986. Demi-plastron antérieur partiel, faces ventrale et dorsale.

Fig. 7, 8 et 9, 10. — SA 1987 et SA 1988. Deux épiplastrons droits, faces dorsales et symphyses épiplastrales.

*Testudo promarginata* Reinach, 1900 ; Dénezé, Faluns savignéens, probablement Burdigalien ancien ; MNHN, FS 4004, × 3/5.

Fig. 11. — Épiplastron gauche, symphyse épiplastrale.

*Testudo* sp. (*canetotiana?*) du groupe *antiqua* ; La Grive-Saint-Alban, Helvétien-Tortonien.

Fig. 12 et 13. — UL 1, 90942, × 1,2. Épiplastron gauche, symphyse épiplastrale et face dorsale.

Fig. 14 et 15. — UL 1, 90950, × 1,2. Épiplastron droit, symphyse épiplastrale et face dorsale.

Fig. 16. — MNHN, × 3/5. Hyoplastron gauche, face ventrale.

*Testudo mellingi* (Peters, 1868) ; Suèvres, Burdigalien ; MNHN, SUE 3, × 3/5.

Fig. 17. — Épiplastron droit, symphyse épiplastrale.

*Testudo* sp. ; Sables de Montpellier, Pliocène ; UM 2, × 3/5.

Fig. 18, 19 et 20. — Hyoplastron gauche, face ventrale, et xiphiplastron gauche, faces dorsale et ventrale.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

## PLANCHE XXXV

*Chelydropsis* sp. ; Artenay, Burdigalien.

FIG. 1. — MNHN, ART 638, × 3/5. Entoplastron, face ventrale.

FIG. 2. — MNHN, ART 672, × 3/5. Hypo-xiphiplastron droit, face ventrale.

*Chelydropsis sanctihenrici* n. sp. ; Marseille-Saint-Henri, Stampien.

FIG. 3. — **UL 1**, 92837, holotype, × 0,4. Carapace dorsale, face dorsale.

FIG. 4. — **UL 1**, 90332, paratype, × 3/5. Fragment de carapace de la région du pont ; périphérique 4 à 7 et partie hyo-hypoplastrale attenante, face ventrale.

*f. ind. hypo*, fossettes de réception d'indentations hypoplastrales ; *hyo*, processus axillaire hyoplastral ; *hypo*, hypoplastron dans sa partie la plus courte au fond de l'encoche inguinale ; *per. 4*, *per. 7*, périphériques 4 et 7.

*Chelydropsis* sp. ; Pech-du-Frayssе, Stampien supérieur.

FIG. 5 et 6. — MNHN, PFR, × 1,8. Pariétal gauche et postorbitaire droit, faces dorsales.

Source : MNHN, Paris

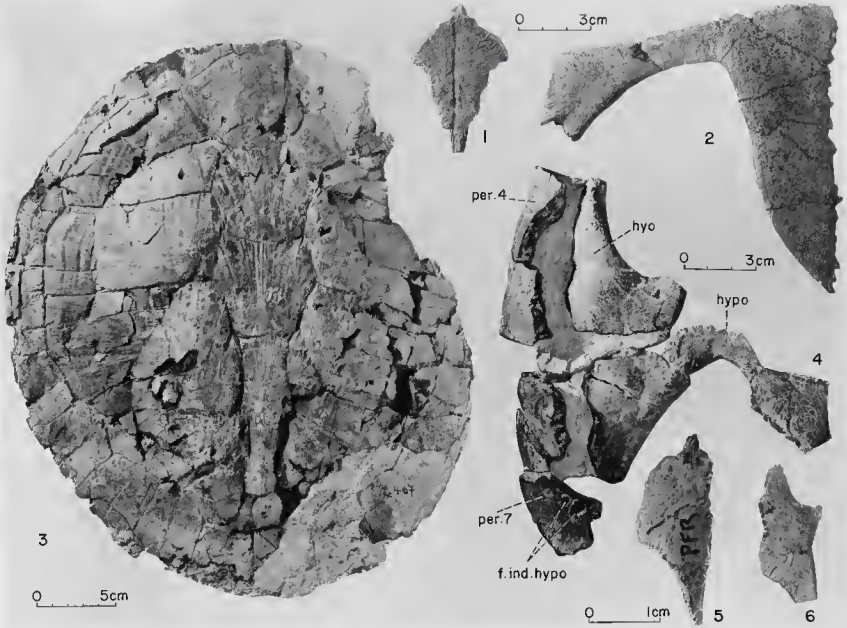



PLANCHE XXXV

Source : MNHN, Paris

## PLANCHE XXXVI

*Chelydropsis* sp.; Vernet, Stampien supérieur ou Aquitanien.

Fig. 1. — Reconstitution de la carapace dorsale à partir de plusieurs spécimens (MNHN, VER 17, 19, 20 à 24), × 2/3, face dorsale. À gauche, les périphériques 4 à 6 (VER 20) en vue latérodorsale.

Fig. 2. — MNHN, VER 18, × 2/3. Pleurale 1 droite, face dorsale.

*Chelydropsis* sp. (« *Chelydra meilheuratiae* » Pomel, 1846?); Saint-Gérand-le-Puy, Aquitanien.

Fig. 3 et 4. — MNHN, SG 332 et SG 331, × 2/3. Pleurales 6 à 8 droites et pleurale 1 gauche partielle, faces dorsales.

Fig. 5. — MNHN, SG 338, × 2/3. Hyoplastron droit, face ventrale.

*Chelydropsis sanctihenrici* n. sp.; Marseille-Saint-Henri, Stampien.

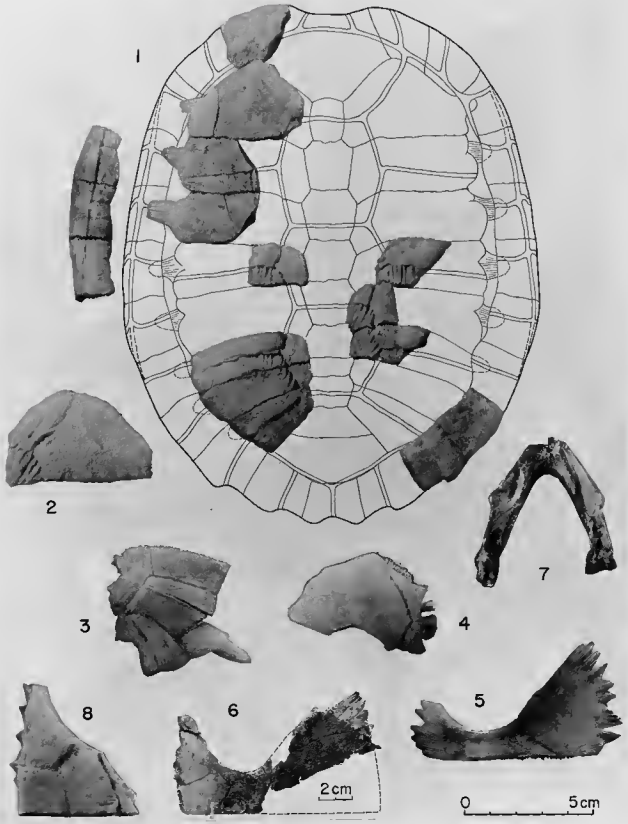
Fig. 6. — UL 1, 92851, paratype, × 0,44. Hyoplastron droit partiel, face ventrale.

Fig. 7. — UL 1, 92851, paratype, × 2/3. Mandibule, face dorsale.

*Chelydropsis* cf. *sanctihenrici*; La milloque, Stampien supérieur.

Fig. 8. — UP, LM 1966.R.15, × 2/3. Processus axillaire hyoplastral, face ventrale.

Source : MNHN, Paris




Source : MNHN, Paris

## PLANCHE XXXVII

*Chelydropsis sansaniensis* (Bergounioux, 1935) ; Sansan, Helvétien ; MNHN, SA 2265, × 2/3.

Fig. 1. — Plastron partiel, face ventrale ;

Fig. 2. — Xiphiplastron gauche du plastron précédent, face ventrale.

Fig. 3. — Fragment de processus inguinal hypoplastral du même plastron, face ventrale.

*Chelydropsis sanctihenrici* n. sp. ; Marseille-Saint-Henri, Stampien ; UL 1, 92851, paratype, × 1.

Fig. 4. — Fragment antérieur de xiphiplastron gauche, face ventrale.

Fig. 5. — Fragment antérieur d'épiplastron gauche, face ventrale.

Fig. 6. — Mandibule, face latérale gauche.

*Chelydropsis* sp. ; Artenay, Burdigalien.

Fig. 7 et 8. — MNHN, ART 614, × 1. Pariétal gauche, vue latérale gauche et face dorsale.

Fig. 9 et 10. — MNHN, ART 1471, × 1. Dentaire droit, faces médiale et latérale droite.

*f. dent. ext*, fosse dentaire externe ; *f. m, fossa meckelii* ; *for. alv. foramen alveolare inferius* ; *for. dent. ma, foramen dentofaciale majus* ; *for. V*, partie supérieure du *foramen nervi trigemini* ; *s. c. m, sulcus cartilaginis meckelii.*

Source : MNHN, Paris

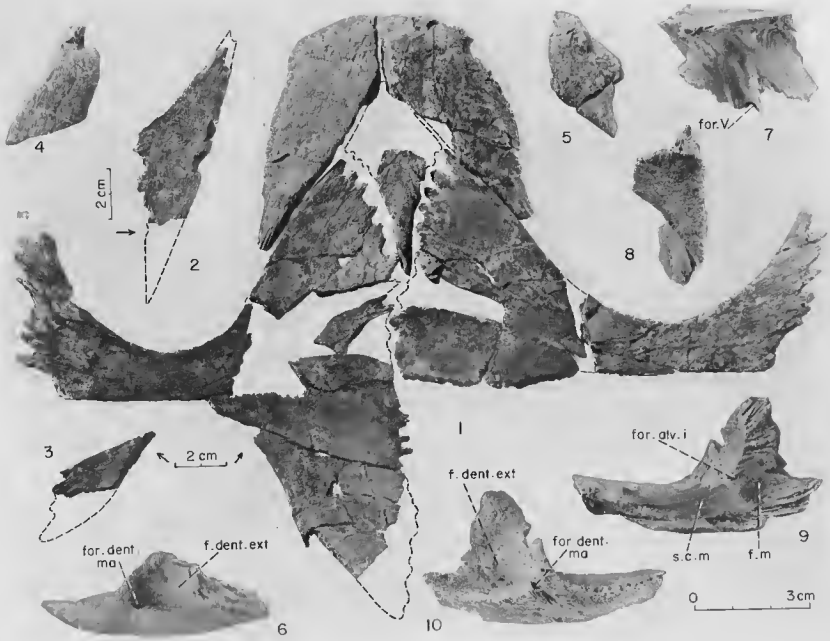



PLANCHE XXXVII

Source : MNHN, Paris

## PLANCHE XXXVIII

*Chelydropsis sansaniensis* (Bergounioux, 1935) ; Sansan, Helvétien ; MNHN.

FIG. 1 et 2. — SA 2265, × 0,26. Carapace dorsale, faces dorssale et ventrale.

FIG. 3. — SA 2015, × 0,6. Articulaire gauche partiel, face dorsale.

FIG. 4. — SA 2012, × 0,6. Dentaire gauche partiel, face dorsale.

FIG. 5 et 6. — SA 2014, × 0,6. Fragment de carré gauche, faces postérieure et latérale gauche.

FIG. 7. — SA 2021, × 1,2. Préfrontal droit, face dorsale.

FIG. 8 et 9. — SA 2019 et SA 2020, × 1,2. Préfrontaux gauche et droit, brisés postérieurement, faces dorsales.

FIG. 10. —SA 2013, × 0,8. Pariétal gauche, face dorsale.

*a. art, area articularis mandibularis ; cr*, crête postérieure à l'*incisura columellae auris ; for. p. ch, foramen posterius chorda tympani ; gout. t. Eu*, gouttière du tube d'Eustache ; *inc. col, incisura columellae auris.*

*Chelydropsis* sp. ; Artenay, Burdigalien. MNHN.

FIG. 11 et 12. — ART 611, × 2/3 et ART 1471, × 0,6. Dentaires gauche et droit partiels, face dorsale.

*Chelydropsis* sp. ; Pech-du-Fraysse, Stampien supérieur. MNHN.

FIG. 13. — PFR 8186, × 1,2. Dentaires, face dorsale.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XXXVIII

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE

6 564 021 6

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

19 SEPT. 1977

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, Paris (5e)
C.C.P. : Paris 9062-62

---

*Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle* (paraît depuis 1939).
*Archives du Muséum national d'Histoire naturelle* (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).
*Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* (depuis 1895 ; 6 numéros par an).
*Grands naturalistes français* (depuis 1952. Sans périodicité).
*Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* (depuis 1936. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A. Zoologie ; B. Botanique ; C. Sciences de la terre ; D. Sciences physico-chimiques. Sans périodicité).
*Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient* (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).
*Publications du Muséum national d'Histoire naturelle* (depuis 1933. Sans périodicité).

---

## PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

---

*Bulletin du Laboratoire maritime de Dinard* (Ille-et-Vilaine). Depuis 1928.
*Objets et Mondes*. La revue du Musée de l'Homme. Directeur : M. J. Millot, Palais de Chaillot, 75116 Paris ; depuis 1961 ; trimestriel.
*Mammalia*. Morphologie, Biologie, Systématique des Mammifères. Directeur : M. J. Dorst, Laboratoire de Zoologie des Mammifères, 55, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1936 ; trimestriel.
*Index Seminum Horti parisiensis*. Service des Cultures, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1882 ; échange.
*Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée*, suite de *Revue internationale de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale*, depuis 1954. Laboratoire d'ethnobotanique, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.
*Adansonia* (suite aux *Notulae Systematicae*). Directeur : M. A. Aubréville, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue Buffon, 75005 Paris ; sans périodicité.
*Revue Algologique*. Directeur : M. R. Lami, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1924.
*Revue Bryologique et Lichénologique*. Directeur : Mme V. Allorge, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1874.
*Revue de Mycologie*. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1928.
*Cahiers de La Maboké*. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1963.
*Pollen et Spores*. Directeur : Mme Van Campo, Laboratoire de Palynologie, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1959 ; semestriel.

Source : MNHN, Paris